Die Sporophyll-Metamorphose.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hugo Glück.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1895, Heft 2.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3

1895.

Die Sporophyll-Metamorphose.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hugo Glück.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1895, Heft 2.

München

Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3.

1895.

Seiner Mutter

gewidmet

in Liebe und Dankbarkeit

von dem Verfasser.

Einleitung.

Hofmeister's grundlegende Untersuchungen haben zur feststehenden Thatsache gemacht, dass das Sporogonium der Moose und die Farnpflanze morphologisch gleichwerthige Gebilde sind. So nahe liegend auch der Gedanke einem Anhänger der Deszendenztheorie sein mag, die Farnpflanze phylogenetisch von einem sporogoniumähnlichen Gebilde abzuleiten, so ist es doch nicht möglich, irgend welche stichhaltige Beweisgründe für diese Annahme geltend zu machen. Schon Prantl hat im Jahre 1875, angeregt durch seine Untersuchungen der Hymenophyllaceen, einen solchen Versuch gemacht; und nach ihm wurden ähnliche Vermuthungen über die Verwandtschaft der Farne mit den Moosen von Leitgeb, Nägeli (siehe unten) u. A. ausgesprochen; in neuester Zeit ist es Bower, der in einer Anzahl von Schriften eine derartige Hypothese aufstellt und zu begründen sucht, welche die Farnpflanze von einem sporogoniumartigen Gebilde herleitet. Was zunächst die Prantl'sche Hypothese anlangt, so sucht diese, ausgehend von dem Sporogonium von Anthoceros, vermittelst Formen, die den heutigen Hymenophyllaceen ähnlich sind, eine Verbindungsbrücke zwischen Mooskapsel und Farnpflanze zu schlagen (IIa p. 62); es stützt sich diese Hypothese auf rein anatomische Merkmale und zugleich auf eine gewisse äussere Aehnlichkeit, welche das Sporogonium von Anthoceros mit dem Sorus der Hymenophyllaceen besitzt; selbstverständlich muss dabei auch eine Verzweigung der ursprünglichen Seta angenommen werden, deren Aeste terminal die Sori tragen. Im Gegensatz zu Prantl knüpft Bower seine Speculationen an die Ophioglosseen an, die allerdings mit zu den ältesten, jetzt noch lebenden Farnen gehören; in eigenartiger Weise leitet Bower das Sporophyll von Ophioglossum von dem Ursporogonium her. I, p. 130 heisst es folgendermaassen:

„It is probable that in the course of evolution of the Filicineae, the originally united archesporium became partitioned by bands of sterile tissue, each portion thus isolated, developing together with its

superficial covering of cells into a sporangium: if this were so, it follows that we may recognise in the synangia or so called „coalescent sporangia“ of the Marathiaceae, and also in the „sporangiophore“ of Ophioglossum, instances of the incomplete separation of the individual sporangia, though the archespore in each is separate from that of its neighbours. From a comparativ point of view I am disposed to regard these synangia wich are found in more than one series of the Vascular Cryptogams, as primitive in character, and as indicating not a coalescence of sporangia whose distinct archesporial cells were derived by isolation from some such united ancestral archesporium as is seen in the Bryophyta of the present day. If such Eusporangiate forms with synangial sori were the more primitive, it is not difficult to conceive how in plants growing in moist and shaded positions, where the danger of exposure to drought is minimised, the sporangia might have become not only completely separate, but also reduced in bulk, as we see in the progression through the Osmundaceae to the truly Leptosporangiate Ferns: and parallel with this reduction of the sporangium, as I have shown elsewhere, would have proceeded the reduction in mass of all the other members of the sporophyte.“

Aus beiden Hypothesen ergibt sich für die Natur der sterilen Farnblätter die gleiche Schlussfolgerung; es müssen nämlich in beiden Fällen die sterilen Farnblätter ursprünglich fertil gewesen sein, und hätten somit erst im Laufe der Zeit die ihnen von Haus aus zukommende Function der Sporenproduktion eingebüsst. Prantl bekennt sich denn auch (IIa p. 63) zu dieser Annahme, und ebenso Bower, bei dem es III p. 266 folgendermaassen heisst:

„From it we recognise that the ascending series shows a progressive sterilisation of the tissues of the neutral generation, and also an increasing elaboration of external form and internal structure, the two lines of progress going, in a measure, hand in hand.

„It is obvious that, if the progression were as above stated, the function of the spore production preced the vegetative functions of the sporophyte in point of time; spore-producing members may, in this sense, be termed primary from the point of view of descent, and the vegetative members, secondary; the morphology of spore producing members should accordingly take precedence of the morphology of vegetative members.“

Die Prantl'sche und Bower'sche Hypothese steht einer anderen Auffassung gegenüber, die bisher wohl die meisten Vertreter gefunden hat, und welche die fertilen Blätter der Farne als meta-

morphosirte Laubblätter deutet; schon Pringsheim hat 1863 die Kapsel der Salvinia als metamorphosirten Blattzipfel gedeutet; ähnlich äusserte sich Strasburger 1873 über die Fruchtkapsel von Azolla; 1865 suchte Milde (II p. 380) auf Grund einer Anzahl von Uebergangsformen steriler Blätter in fertile, die er bei Equisetum linosum entdeckte, die Sporophylle von Equisetum als umgebildete Laubblätter zu deuten; ganz ähnlich war auch Alexander Braun's morphologische Deutung der Marsiliaceenkapsel (p. 706). In neuester Zeit wird diese Anschauung auch von Goebel vertreten an verschiedenen Punkten (cf. insbesondere VIII p. 110). Und zwar fasst Goebel im Gegensatz zu vielen anderen die Metamorphose der Sporophylle ebenso wie die Metamorphose der Pflanzenorgane überhaupt als eine „reale" auf, d. h. es kann sich ein Organ infolge seiner genetischen Beziehungen zu einem anderen wirklich in dieses umwandeln; es erklärt diese reale Umbildung der Farnsporophylle auf Grund unleugbarer Thatsachen in einfachster Weise die Natur der Sporophylle gegenüber den ziemlich complicirten Hypothesen Prantl's und Bower's. Es ist nun der Zweck dieser Arbeit, zu beweisen, dass die metamorphosirten fertilen Farnblätter ontogenetisch umgewandelte Laubblätter sind; damit ist dann aber auch bewiesen, dass 1. die Sporophylle unmöglich die Vorläufer der Laubblätter haben sein können, da jedes Sporophyll das Vorhandensein einer Laubblattanlage voraussetzt, und 2. ist bewiesen, dass das Farnblatt nicht aus einem sporogoniumähnlichen Gebilde entstanden sein kann, und dass somit das Moossporogonium überhaupt kein Entwickelungsstadium der Farnpflanze darstellt, wenn beide auch morphologisch gleichwerthige Gebilde sind.

Das fertile Farnblatt kann im Vergleich zum sterilen eine dreifache Ausbildung zeigen:

1. kann das Sporophyll dem Laubblatt vollkommen gleich gebaut sein, natürlich abgesehen von den Sporangien selbst; dies findet sich z. B. bei sehr vielen Polypodiaceen;
2. kann das Sporophyll vor dem Laubblatt nur durch das Vorhandensein besonderer, die Sporangien beschützender Organe ausgezeichnet sein, im übrigen aber diesen völlig gleich beschaffen sein, so z. B. bei Aspidium filix mas;
3. kann das Sporophyll in morphologischer und anatomischer Hinsicht einen von dem Laubblatt verschiedenen Bau besitzen, dabei können noch besondere, für den Sporangienschutz geschaffene Organe vorhanden sein oder auch nicht.

Dass bei dieser Arbeit nur die unter Nr. 2 und Nr. 3 genannte Sporophyllausbildung in Betracht gezogen werden konnte, versteht sich wohl von selbst und geht aus dem Titel der Arbeit hervor.

Der erste Abschnitt des speciellen Theiles beschäftigt sich mit den zu Nr. 2 zählenden Sporophyllen; bei ihnen ist die Metamorphose nur angedeutet in oben genannten Organen. Um jedoch einen einheitlichen biologischen Gesichtspunkt nicht aufgeben zu müssen, sind in diesem ersten Abschnitt alle Einrichtungen, die bei dem Sporangienschutze der Farne überhaupt eine Rolle spielen, mit berücksichtigt worden; es bildet also dieser Abschnitt, „der Sporangienschutzapparat", gleichsam für sich ein abgeschlossenes Ganze.

Der zweite Abschnitt des speciellen Theiles handelt von der eigentlichen „Sporophyllmetamorphose"; sie ist eine mit der Lebensweise der Sporangien aufs engste verbundene Erscheinung. Die Differenzen, in denen die Metamorphose zum Ausdruck gelangt, finden sich bei allen untersuchten Farnen zuerst angegeben, und machen einen wesentlichen Theil der Arbeit aus. Den Beweis der thatsächlich stattfindenden ontogenetischen Metamorphose erbringt die Entwickelungsgeschichte der Sporophylle und Laubblätter, die meisten sogen. „Missbildungen" und das Experiment.

1. Die Entwickelungsgeschichte lehrt, wie die Sporophylle durch Umbildung aus Laubblattanlagen hervorgehen; von den Hymenophyllaceen und Cyatheaceen, die nur sehr wenige hierher gehörige und schwer zu beschaffende Arten besitzen, konnte kein Vertreter untersucht werden.

2. Die sogen. „Missbildungen"; weitaus die Mehrzahl dieser kann hier genannt werden; bei vielen Farnen treten derartige Bildungen in der Entwickelung eines jeden Individuums regelmässig auf; ich habe daher diese Bezeichnungsweise vermieden und unterscheide je nachdem vier verschiedene Fälle, nämlich:

a) Sterile Mittelformen. Hiermit bezeichne ich solche Blätter, die zwar völlig steril und vegetativ ausgebildet sind, die aber die charakteristischen Merkmale fertiler und steriler Blätter zugleich in sich vereinen, ohne also dem normalen Laubblatt zugezählt werden zu können (cf. z. B. Osmunda), wohl von den sterilen Mittelformen zu unterscheiden sind die sterilen Sporophylle. Diese besitzen alle wesentlichen Merkmale eines Sporophylls, aber gar keine, oder auf sehr frühem Entwickelungsstadium stehen gebliebene Sporangien.

b) Fertile Mittelformen. Diese sind den sterilen Mittelformen ganz ähnlich, nur sind sie fertil; sie tragen normale oder verkümmerte

Sporangien, oder mindestens Sporangienanlagen. Häufig finden sich auch Sporangien in den verschiedenartigsten Entwickelungszuständen gemischt vor (cf. z. B. Equisetum).

c) Rückschlagsbildungen. Man bezeichnet zwar mit diesem Namen auch sehr häufig die „Mittelformen", die ich in sterile und fertile eintheilte; ich möchte jedoch dagegen einwenden, dass für diejenigen Sporophylle, die nicht eine ganz charakteristische Stellung an der Spross- ev. Blattaxe einnehmen, diese Bezeichnung in vielen Fällen vielleicht gar nicht passend ist; in einem solchen Falle kann die betreffende Bildung ebenso gut eine theilweise metamorphosirte Laubblattanlage sein, als auch eine „rückgeschlagene", d. h. ungenügend metamorphosirte Sporophyllanlage. Ich bezeichne daher mit „Rückschlagsbildung" nur solche Blätter, die zwar alle Charaktere des normal sterilen Laubblattes an sich tragen, aber durch ihre normaler Weise nur den Sporophyllen zukommende Stellung an der Spross- oder Blattaxe verrathen, dass ihre Blattanlagen ursprünglich dazu bestimmt waren, metamorphosirt zu werden (cf. z. B. die Rückschlagsbildungen von Equisetum).

d) Völlig fertile Blätter. Diese bilden das gerade Gegentheil zu den vorhergenannten, bei ihnen erstreckt sich die Fructification über das ganze Blatt; und zwar kann diese Bezeichnungsweise nur da am Platze sein, wo sich normaler Weise die Sporangienbildung nur auf bestimmte Blatttheile zu erstrecken pflegt, wie solches z. B. für die Ophioglosseen gilt.

Da also einerseits jede Laubblattanlage eine theilweise oder gänzliche Metamorphose erleiden kann und da andererseits jede Sporophyllanlage einen theilweisen oder gänzlichen Rückschlag erleiden kann, so ist klar, dass die Sporophyllanlage von der Laubblattanlage nicht verschieden sein kann. Diese vier genannten Ausbildungsweisen finden in der Entwickelungsgeschichte ihre Begründung und führen in Uebereinstimmung mit ihr stets zu einer gleichen morphologischen Deutung; ist letzteres nicht der Fall, so liegt eine echte Missbildung, eine teratologische Erscheinung vor; solche gibt es in der That bei Farnen auch, aber im Grossen und Ganzen doch recht selten; es gehören hierher z. B. die von Alexander Braun beschriebenen (p. 707), an der Spitze oder bis zum Grunde getheilten Früchte der Marsilia Drummondi oder die zu eigenthümlichen fruchtkapselähnlichen Gebilden metamorphosirten Fiederblättchen der Marsilia hirsuta A. Br., wie solche Büsgen in neuester Zeit entdeckte (p. 176), oder die mitunter gespaltene Sporophyllähre von Ophioglossum vulgatum und einiges andere.

3. Muss noch als Beweis, dass die Sporophylle aus Laubblattanlagen hervorgehen, ein von Goebel an Onoclea Struthiopteris angestelltes Experiment genannt werden, durch welches auf künstlichem Wege fertile Mittelformen erzielt wurden (man möge das nähere bei der betr. Pflanze im speciellen Theil nachsehen). Versuche, die ich selbst an einigen Aneimiaceen anstellte, mochten nicht zu dem gehofften Resultate führen.

Im speciellen Theil sind bei jeder einzelnen Art angegeben

1. die Differenzen der Sporophylle und Laubblätter angegeben;
2. die Entwickelungsgeschichte von Sporophyllen und Laubblättern da, wo es nötig erschien und auch möglich war, auf dieselbe näher einzugehen;
3. fanden die Mittelformen, die Rückschlagsbildungen und event. noch die völlig fertilen Blätter Berücksichtigung.

Der allgemeine Theil bringt in gedrängter Kürze eine Zusammenfassung der aus dem speciellen Theil geschöpften Untersuchungsresultate.

Der Einfachheit halber habe ich für die Bezeichnung „fertiles Blatt" häufig den alten Schleiden'schen Ausdruck „Sporophyll" in Anwendung gebracht, der neuerdings durch Goebel wieder eingeführt wurde, und andere specielle Bezeichnungsweisen zu vermeiden gesucht.

Kurz bevor diese Arbeit unter die Presse ging, wurde von Bower eine neue Abhandlung (IV) veröffentlicht, welche eine wesentliche Erweiterung seiner oben besprochenen phylogenetischen Anschauungen bildet; ich sehe mich daher veranlasst, noch mit einigen Worten auf diese Arbeit hinzuweisen zur Ergänzung des oben Gesagten.

Durch einen ausgedehnten Vergleich des Sporogoniums der Moose mit dem Farnsporophyll sucht B. seine Speculationen wissenschaftlich zu begründen. Dass die Entstehung eines Sporophylls durch allmähliche Sterilisation eines ursprünglich einheitlichen Archespors jedenfalls stattgefunden hat, wird aus dem Bau der verschiedenen Moossporogonien zu erweisen gesucht; je vollkommener der Bau eines Mooses ist, um so weiter ist auch die Sterilisation im Bau des Sporogoniums fortgeschritten. So kommt z. B. eine wohl entwickelte Columella nur den höchst stehenden Arten der Laubmoose zu. Der Sterilisationsprocess der Moose würde also ein Seitenstück zu demjenigen der Farne bilden und eventuell der Vorgänger des letzteren gewesen sein. Die Brücke nun, welche die Moose mit den Farnen verbindet, wird vermittelst der Equisetaceen geschlagen; die Sporo-

phyllähre dieser lässt Bower durch weiter fortgesetzte Sterilisation eines Moossporogoniums mit centraler Columella entstehen. Dabei zerfällt der Sporensack in eine Anzahl isolirter sporenerzeugender Theile, wobei gleichzeitig besondere Anhängsel (Sporangienträger) an der Columella (= Axe der Sporophyllähre) gebildet werden; den Equisetaceen reiht Bower zunächst die Lycopodiaceen an, deren Entstehung aus ersteren hauptsächlich durch continuirliches Weiterwachsen an der Spitze und durch Verzweigung neben fortgeführter Sterilisation erklärt werden kann. Den stattgehabten Sterilisationsprocess bei der Entwickelung der Farne findet Bower bestätigt in dem Vorhandensein steril bleibender Zellmassen in den verschiedenartigsten Farnsporangien; hierher gehören die sogen. Trabeculae in den Sporangien von Isoëtes; an diese Gattung schliesst sich jedenfalls im Bau des Sporangiums das fossile Lepidodendron an; ferner ist in ähnlicher Weise das Tapetum im Sporangium von Selaginella aus sterilbleibenden Archesporzellen hervorgegangen; auch in den Sporangien der Equisetaceen, Psilotaceen und Ophioglosseen findet Sterilisation gewisser Archesporzellen statt, die zwischen den Sporen zerstreut sich vorfinden. Im Makrosporangium von Selaginella sind sogar alle Archesporzellen von dieser Sterilisation betroffen, abgesehen von einer einzigen, die zur Sporenmutterzelle wird. — Die Gründe, die für die Unwahrscheinlichkeit der Bower'schen Hypothese sprechen, habe ich bereits oben zur Genüge auseinander gesetzt; auf einen allgemeinen Vergleich der Sporengenerationen der Moose und Farne beruht diese Hypothese. Die Thatsachen der Entwickelungsgeschichte jedoch lassen sie unglaubwürdig erscheinen.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass bereits 10 volle Jahre vor dem Erscheinen der eben besprochenen Abhandlung Bower's Nägeli in seiner „Abstammungslehre" (p. 475 u. f.) in ganz ähnlicher Weise wie Bower die Farne von den Moosen herleitete; nur vermeidet Nägeli die recenten Familien so direct aus einander abzuleiten wie Bower, da nach seiner wohlbegründeten Ansicht die Abstände zwischen den einzelnen Familien so ausserordentliche sind, dass zur Aufstellung einer phyllogenetischen Reihe eine grosse Anzahl vermittelnder Bindeglieder nötig wäre.

Specieller Theil.

A. Der Sporangienschutzapparat.

Den Sporangien kann auf die verschiedenartigste Weise ein Schutz zu Theil werden, der besonders für die noch in Entwickelung be-

griffenen Sporangien von Wichtigkeit ist; treten besondere Organe auf, die für den Sporangienschutz geschaffen sind, so bestehen diese in Haaren, Gruben oder Indusien.

Wir betrachten nach einander 1. den Schutzapparat der flächenständigen Sporangien, 2. den der randständigen und 3. einige besondere Fälle, wie sie sich bei Lycopodiaceen, Equisetaceen, Ophioglosseen und Marsiliaceen vorfinden.

1. Schutzapparat der flächenständigen Sporangien.

Es gibt unter den Farnen (s. st.) nur einige vereinzelt dastehende Fälle, in denen die Sporangien allein der Blattoberseite ansitzen. Hierher gehört das Acrostichum peltatum, von dem mir leider keine jugendlichen Sporophylle zur Verfügung standen. Dagegen trägt weitaus die Mehrzahl der Farne die Sporangien auf der Blattunterseite. Schon dieser Umstand allein bietet den Sporangien mancher Arten einen hinlänglichen Schutz, ohne dass besondere Schutzorgane nöthig wären; dies gilt z. B. für Polypodium aureum, P. vulgare, für verschiedene Gymnogrammearten und andere; gegenüber diesen, verhältnissmässig widerstandsfähigen Sporangien bedürfen die Sporangien vieler anderer hierher gehöriger Farne noch eines besonderen Schutzapparates. Dieser besteht aus Haaren, Indusien, Gruben oder aus einer Combination zweier der genannten Factoren.

a) Haarbildungen.

Durch diese wird stets eine Ueberdachung der Sporangien erzielt, die je nach der Zahl und Beschaffenheit der Haare eine mehr oder weniger vollkommene sein kann. Die Art der Stellung dieser Haare lässt zwei verschiedene Fälle unterscheiden; die Haare sitzen entweder auf den Sporangien oder zwischen diesen.

α) Haare auf den Sporangien.

Diese finden sich vorwiegend in den seitlich vom Annulus gelegenen Partieen des Sporangiums vor; ihre Anzahl schwankt im Mittel zwischen fünf und acht; ihre Richtung ist eine meistentheils abstehende, so dass die Sporangien durch die sich kreuzenden und in einander greifenden Haare von oben her geschützt sind; die längsten Haare sah ich bei Gymnogramme villosa (Fig. 1), bei der die spitzen ein- bis wenigzelligen Haare zum Theil die Länge des ganzen Sporangiums sammt Stiel erreichen. Aehnlich verhält es sich mit den Sporangienhaaren von Gymnogramme totta, Polypodium crenatum und Polypodium crassifolium; bei letzterem sind die wenigzelligen, kurzen,

gedrungenen Haare annähernd vertical gestellt. Bei einigen Phegopterisarten nehmen diese Haare die Gestalt kleiner Stächelchen an, die den Sporangien wohl schwerlich mehr einen Schutz gewähren können.

β) Haare zwischen den Sporangien.

Diese sitzen entweder dem Receptakel oder der Blattfläche an; finden sich Haare an dem sterilen Blatt in eben derselben Vertheilung und Gestalt wie an dem Sporophyll vor, so können diese natürlich nicht als ein speciell für die Sporangien geschaffener Schutzapparat angesehen werden, wenn auch den jugendlichen Sporangien ein besonderer Schutz durch diese Haare zu gute kommt. Dies gilt z. B. für Ceterach officinarum, bei der erst mit der Sporenreife die Sporangien durch Verdrängung und Abstossung der schuppenförmigen Haare sichtbar werden. Aehnlich verhält es sich mit dem mehligen Wachsüberzug verschiedener Gymnogrammearten.

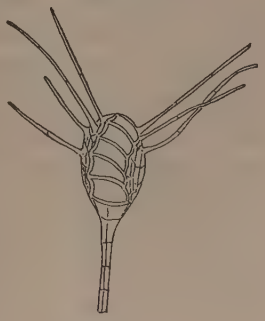


Fig. 1.
Ein haartragendes Sporangium von Gymnogramme villosa. 50mal vergrössert.

Die hier in Rede stehenden Haare sind vielmehr auf den sporangientragenden Blatttheil (eventuell auf das Receptakulum) beschränkt oder, falls auch das sterile Blatt behaart ist, sind diese Haare zwischen den Sporangien in besonders grosser Anzahl und in besonderer Modification vorhanden.

1. Die Haare sitzen nur zwischen den Sporangien, das sterile Blatt oder auch der sterile Blatttheil ist unbehaart.

Die Ueberdachung der Sporangien kommt stets dadurch zu Stande, dass diese Haare in ihrem oberen, die Sporangien überragenden Theil wesentlich anders gebaut sind als im unteren; mit der Sporenreife werden diese Haare von den Sporangien abgestossen, was häufig nur für den oberen, die Sporangien überragenden Theil gilt, oder sie bleiben vertrocknet zwischen den Sporangien sitzen. Im oberen Theil blasig aufgetriebene Haare besitzt Taenitis blechnoides und Acrostichum aureum. Bei dieser tragen die Haare eine sehr stark blasig aufgetriebene Endzelle, die häufig noch mehrere eigenthümliche Ausstülpungen zeigt; bei jener sind die mehrzelligen Haare im oberen Theil hakenförmig gekrümmt und 3—4mal so dick als im unteren. Auch Pteropsis angustifolia gehört hierher. Im oberen Theil verzweigte Haare besitzt neben einfachen Alsophila blechnoides. Haare, die im

oberen Theil häufig einen aus mehreren unregelmässig gestalteten Zellen zusammengesetzten, verdickten Theil besitzen, an den sich noch ein hakenförmig gekrümmtes Haarstück ansetzt, finden sich bei Alsophila elegans und Alsophila excelsa. Ganz ähnlich verhalten sich alle anderen den genannten Arten zunächst stehenden Alsophilaarten, die wegen ihres ausserordentlich stark behaarten Receptakels auch unter dem Gattungsnamen „Trichopteris“ zusammengefasst wurden. Sternhaare finden sich bei Drymoglossum piloselloides; sie bestehen aus einem über den Sporangien befindlichen sternförmigen Theil, der aus 4—8 radial gestellten länglichen Zellen besteht, die an ihrer Vereinigungsstelle einem langen Stiele aufsitzen. Schliesslich finden sich noch „Schirmhaare“ vor (Fig. 2). Diese bilden von allen bisher genannten Haarbildungen den besten Schutzapparat; der über den

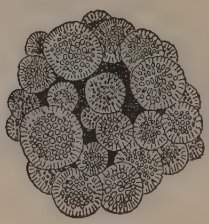


Fig. 2a.
Jugendlicher Sorus von Polypodium Phlebodes von oben gesehen, mit Schirmhaaren, unter denen sich die Sporangienanlagen befinden. 8mal vergr.

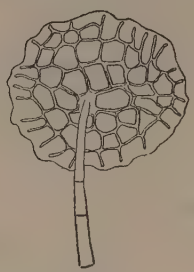


Fig. 2b.
Schirmhaar von Hymenolepis spicata. 50mal vergr.

Sporangien befindliche Theil stellt eine trockenhäutige, rundliche und etwas ausgerandete Platte dar, die von einem Netz leistenförmiger, meist radial angeordneter Verdickungen überzogen wird. Durch diese wird dem Schirmdach eine bestimmte Festigkeit verliehen; im Centrum wird die Platte von einem sehr zarten, wenigzelligen Stielchen getragen. Solche Schirmhaare besitzt Lomagramma pteroides, Polypodium Phlebodes (Fig. 2a) und Hymenolepis spicata (Fig. 2b); bei letzterer konnte auch die Entwickelungsgeschichte der Schirmhaare untersucht werden. Diese gelangen, wie vornherein zu erwarten war, lange vor der Sporangienanlage zur Entwickelung.

2. Die Haare des sporangientragenden Theiles sind zum Unterschied von denen des sterilen Blattes oder denen des sterilen Sporo-

phylltheiles zwischen den Sporangien in grösserer Anzahl und in besonderer Modification vorhanden.

Bei Polypodium adnascens und Polypodium nummulariaefolium sind die betreffenden Sternhaare nur durch das Vorhandensein eines langen mehrzelligen Stieles, der den sternförmigen Theil über die Sporangien erhebt, vor denen der sterilen Blattfläche ausgezeichnet; diese sind entweder sitzend oder nur mit einem kurzen einzelligen Stielchen versehen. Ganz ähnlich verhält es sich mit der Modification der Schildhaare bei Polypodium lepidotum Willd. Eine etwas stärkere Modification weisen die Sternhaare von Polypodium angustatum Sw. und Platycerium alcicorne auf; durch lange Stiele sind auch hier die Sporangienhaare ausgezeichnet, ausserdem aber haben auch die den Stern zusammensetzenden Zellen eine Modification erlitten; sie sind bedeutend kürzer und dicker als die gleichen Theile der betreffenden anderen Haare steriler Blatttheile. Die Modification der schuppenförmigen lanzettlichen Haare von Polypodium tectum Klfss. besteht darin, dass die Mehrzahl der betreffenden Haare der fertilen Blattfläche in eine lange Spitze ausgezogen und doppelt so lang sind als die ähnlich gestalteten, auf der Unterseite des sterilen Blattes zerstreuten Haare.

b) Gruben.

Gruben allein finden sich, abgesehen von den weiter unten behandelten Marsiliaceen, gar nie allein als Schutzapparate vor; bei den Filicineen treten sie stets in Verbindung mit Haarbildungen auf. Die Gruben stellen in typischer Ausbildung runde kesselförmige Vertiefungen der Blattunterseite vor; von der Oberseite des Blattes betrachtet erscheinen sie als knopfförmige Ausstülpungen.

Der Boden der Grube wird von dem Sorus eingenommen und die Mündung der Grube wird vollständig durch Haare abgeschlossen, wenigstens so lange als die Sporangien noch in Entwickelung begriffen sind. Dies gilt jedenfalls für alle angeführten Fälle, wenn in dieser Hinsicht auch nur Polypodium jubaeforme Kaulf. näher untersucht werden konnte. Die betr. Haare können auch hier eine verschiedenartige Ausbildung besitzen. Haare, die oberhalb der Sporangien eine aus zwei oder mehr Zellen bestehende Verdickung besitzen, finden sich bei Polypodium saccatum und P. iteophyllum (= Drynaria). Bei erstgenannter Art überwachsen die heranreifenden Sporangien später die Haare; diese bleiben zusammengeschrumpft zwischen oder richtiger unter den Sporangien sitzen, oder es wird ihr oberer Theil durch die

emporwachsenden Sporangien abgestossen. Schirmhaare, deren plattenförmige Theile die Sorusgrube gleichsam wie mit einem Deckel abschliessen, finden sich bei Polypodium subauriculatum und wohl bei allen dieser Art nahe stehenden Polypodiaceen, die dem Subgenus Goniophlebium angehören. Ein besonderer Fall findet sich bei Goniophlebium verrucosum Smith; hier sind die im Sorus selbst befindlichen Haare im oberen Theil keulig angeschwollen und bestehen hier aus stark verdickten Zellen, während dem die den Sorus umsäumenden Haare auf langem Stiel eine plattenförmige Endzelle tragen, die durch mehrere stumpfe und spitze Einbuchtungen gelappt ist, wobei ihre Oberfläche mit tiefen Runzeln bedeckt ist.

Als eine besondere Modification der Grube darf die sporangientragende Rinne von Vittaria und anderer Arten angesehen werden; auch hier finden sich Haare vor, die kegelstumpfähnliche, sehr dicke Endzellen tragen, die ebenfalls dazu geeignet sind, einen Verschluss der Rinne herbeizuführen. Leider konnte die noch unbekannte Entwickelungsgeschichte dieser Rinne nicht untersucht werden.

c) Indusien,

welche die auf der Blattunterseite befindlichen Sporangien durch Ueberdachung schützen, besitzen unter dem Schutzorgane der Sporangien wohl die weiteste Verbreitung. Die hierher zählenden Indusien sind meistens häutig ausgebildet, seltener besitzen sie blattartigen Charakter und sind dann assimilationsfähig. Da über diesen Gegenstand bereits eine ziemlich vollständige Bearbeitung von William Burck vorliegt, so kann ich mich hier mit ein paar ergänzenden Notizen begnügen.

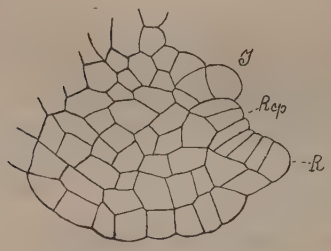


Fig. 3.
Querschnitt durch den äusseren Theil eines jungen Fiederblatts von Onoclea Struthiopteris. *I* = Anlage des echten, *R* = Anlage des falschen Indusiums, *Rcp* = Receptakelanlage. 152,5mal vergrössert.

Eine Art Uebergang der Haarbildungen zu den Indusien findet sich in dem unterständigen Indusium von Woodsia hyperborea, das, abgesehen von einem kleinen centralen Mittelstück, dem das Receptakel aufsitzt, fast vollständig in gegliederte Haare aufgelöst ist.

Die von mir untersuchte Entwickelungsgeschichte des falschen Indusiums von Pteris crenata Sm. ergab, dass dieses als eine Neun bildung auf dem ursprünglichen Blattrande entsteht und zwar aus

keilförmig nach unten zugeschärften Randzellen. Zu dem gleichen Resultate gelangte Prantl (III p. 143) bei Pteris cretica und Burck (p. 68) bei noch verschiedenen anderen Pterisarten. Genau ebenso verläuft die Entwickelung des falschen Indusiums bei Onoclea Struthiopteris (Fig. 3). Etwa gleichzeitig mit der Anlage des falschen Indusiums entsteht auch das echte bei Onoclea als Emporwölbung von Oberflächenzellen, die sich halbmondförmig aneinanderreihen, wobei die convexe Seite der Indusiumanlage der Mittelrippe des betreffenden Fiederchens zugekehrt ist; während das falsche Indusium in seinen basalen Theilen später mehrschichtig wird, bleibt das echte Indusium einschichtig, zuletzt entsteht zwischen den beiden Indusienanlagen die Receptakelanlage durch Emporwölbung von Oberflächenzellen. Mit dem Heranreifen der Sporangien schrumpft das echte Indusium allmählich ein und wird von den Sporangien überragt, während das falsche, das sich ursprünglich über die Sori nach unten zubog, zurückgeschlagen wird.

Die Function des falschen und echten Indusiums wird häufig noch dadurch unterstützt, dass sich das Sporophyll mit seinen seitlichen Partieen einrollt, so dass die Sporangien vollständig eingeschlossen werden können. Dies gilt z. B. für die Gattung Onoclea, für Llavea und andere.

Treten gleichzeitig mit den Indusien noch zwischen den Sporangien Haare auf, so sind diese nie sehr reichlich vorhanden und in allen von mir beobachteten Fällen einfach; nie ist ihr oberer Theil von dem unteren wesentlich verschieden.

II. Schutzapparat der randständigen Sporangien.

Hier lassen sich zwei Fälle unterscheiden, je nachdem der Schutz durch Einrollung des Sporophylls oder durch Indusien zu Stande kommt.

a) Ersteres gilt für Ancimia und Osmunda. Bei dieser kommen hier noch einige andere Punkte mit in Betracht; einmal geschieht die Entfaltung der fertilen Spreite zu einer Zeit, da die Sporangien schon sehr weit in der Entwickelung vorgeschritten sind, und ferner ist das eingerollte junge Sporophyll mit einem sehr dichten Filz bedeckt, der sich aus vielfach verzweigten, algenähnlichen, verworrenen Zellfäden zusammensetzt.

b) Schutzapparat randständiger Sporangien durch Indusien.

Hierher gehört einmal das taschenförmige Indusium von Lygodium, das falsche und echte Indusium von Pteris aquilina, das becherförmige

Indusium von Davallia und verschiedener Cyatheaceen. Das napfförmige Indusium von Davallia und schliesslich das zweiklappige Indusium mancher Cyatheaceen (Balantium antarcticum, Cibotium spectabile u. a.) und Hymenophyllaceen.

1. Das taschenförmige Indusium von Lygodium.

Die Entwickelungsgeschichte dieses studirte ich an Lygodium scandens; sie stimmt genau überein mit der von Prantl gegebenen bei Lygodium japonicum; unter Hinweis auf diesen (II b p. 42) genüge es das allernotwendigste aus der Entwickelungsgeschichte hervorzuheben. Das Indusium entsteht als Neubildung in Gestalt eines halbringförmigen Walles um das Sporangium, das aus einer einzigen Randzelle seine Entstehung nimmt. Durch nachträgliche Verschiebung kommt das eine den Sorus bildende Sporangium und ein Theil des Indusiumwalles auf die Blattunterseite zu stehen, während der andere Theil des Ringwalles in der Blattfläche aufgeht.

2. Die beiden Indusien von Pteris aquilina

sind nach Burck's Untersuchungen Neubildungen auf der Blattfläche; das echte ist eine solche auf der unteren, das falsche eine auf der oberen Blattfläche. Letzteres nimmt erst später die Richtung der Blattfläche an, während die Sporangien als ursprüngliche Randgebilde auf die Blattunterseite verschoben werden.

3. Das becherförmige Indusium von Davallia

ist zur Hälfte ganz mit der Blattfläche verwachsen und verräth seine Lage durch eine schwache, höckerartige Emporwölbung auf der Blattoberseite. Die andere unterseitige Hälfte des Becherindusiums ist frei, chlorophylllos und einschichtig. Der Sorus ist bei der von mir untersuchten Art der D. aurita Presl. immer etwas vom Rande entfernt und liegt stets unterhalb eines Fiederschnittes; dass die untere einschichtige Hälfte des Indusiums eine Neubildung ist, kann wohl von vornherein erwartet werden, dass jedoch auch die scheinbar einen Theil der Blattfläche darstellende Indusiumhälfte eine Neubildung ist, wurde zuerst von William Burck nachgewiesen. Der Sorus nimmt von verdickten Zellen des meristematischen Blattrandes aus seine Entstehung. Bei dem genannten Forscher heisst es pag. 38 folgendermassen: „Deze randverbreeding heft steeds plaats daar, waar zich later het aangezwollen uiteinde van eene nerf vertoout. In dit aangezwollen nerfuiteinde houdt de oorspronkelijke topcel, na nog slechts eenige segmenten gevormd te hebben, die den

bodem van den sorus vormen en ongeveer in een vlak gelegen zijn, op met het vormen van segmenten, maar te gelijkertijd is nu de groei aangevangen op twee tegenovergestelde zijden van het verbreede gedeelte, die overeenkomen met de boven — en ondervlakte van het blad. Aan de eene zijde constitueeren zich nieuwe randcellen (topcel in de doorsnede), die op de wijze overeenkomstig den gewonen groei der bladeren segmenten vormen naar twee verschillende richtingen beurtilings ééne naar de bovenzijde en ééne nar de onder zijde van het blad gekeerd.“ Burck stellte seine Untersuchung an Davallia Mooreana an; die von mir untersuchte D. aurita weicht in keinem wesentlichen Punkte hiervon ab.

Fig. 4a stellt eine solche verdickte Stelle des Blattrandes im Längenschnitt dar; die mit *T* bezeichnete Zelle ist die „topcel“ Burck's. Aus ihr und den zwei benachbarten Zellen *L* und *R* entsteht das Receptakulum; aus *A* geht die obere Indusiumhälfte hervor, die später als ursprünglicher Blattrand erscheint; sie wölbt sich gleich nach der Receptakelanlage hervor und gelangt also früher zur Entwickelung als die unterseitige Indusiumhälfte. Diese geht aus *J* hervor, die noch nicht so stark wie *A* vorgewölbt ist; nach Burck

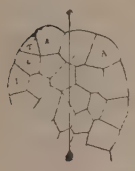


Fig. 4a.

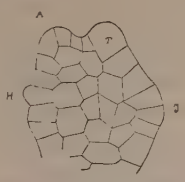


Fig. 4b.

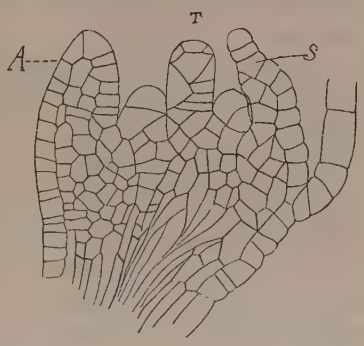


Fig. 4c.

Fig. 4. Davallia aurita.

Drei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien im Längenschnitt, der senkrecht zur Blattfläche geführt ist.

4a u. 4b sind 76mal, 4c ist 152mal vergrössert.

T = Scheitelzelle.

J = Anlage des inneren Indusiums.

A = Anlage des äusseren Indusium.

S = Randzelle, aus welcher der einschichtige Theil des inneren Indusiums entsteht; in 4c hat sich aus *t* das erste Sporangium entwickelt; beiderseits folgen zwei jüngere Sporangien.

entstehen zwar, wie wir eben sahen bei D. Mooreana die beiden Indusienhälften gleichzeitig („te gelijker tijd“), was also bei D. aurita

nicht der Fall ist. Durch *A* ist die Receptakelanlage etwas zur Seite geschoben worden. An noch jüngeren Stadien findet man diese Zelle in der Mitte des Blattrandes liegen, etwa in der Richtung des Pfeiles, wie ich mich zu wiederholten Malen überzeugen konnte, und auch Burck fand (siehe oben). In Fig. 4b hat sich die Anlage des einschichtigen Indusiumtheiles schon merklich emporgewölbt, während der obere Indusiumtheil *A* bereits die Höhe der Receptakelanlage erreicht hat; mit *H* ist die Anlage eines Haares bezeichnet. Im Laufe der Weiterentwickelung nimmt *J* allmählich die Wachsthumsrichtung des Receptakels und des äusseren Indusiums an und erleidet im Vergleich zu diesem eine Wachsthumsänderung; es entsteht auf der bereits vorhandenen mehrzelligen Basis des unteren Indusiumtheiles als Neubildung der einschichtige häutige Theil des Indusiumbechers (Fig. 4c). Das Wachsthum wird also beschränkt auf eine einzige Zellreihe *S*, die nur tangentiale Theilungslinien noch aufnimmt; das äussere Indusiumstück *A* überholt schliesslich das innere *J* und das Receptakel in der Entwickelung. Das äussere Indusium ist, von der Fläche betrachtet, in seinem Wachsthum nicht von dem des Polypodiaceenblattrandes verschieden.

Hieran würden sich zunächst die napfförmigen Indusien von Dicksonia reihen, die Burck näher untersuchte; sie verhalten sich in ihrer Entwickelung (Burck pag. 43) ganz ähnlich wie Davallia. An einer nicht näher bestimmbaren der von Burck untersuchten nahe verwandten Art konnte ich Burck's Untersuchung auch hier bestätigen. Das zweiklappige Indusium von Balantium antarcticum (Fig. 5) gehört mit zu den allerbesten Schutzvorrichtungen, die sich bei Farnen überhaupt vorfinden. Die beiden halbkugelförmigen, ungleich grossen Klappen sind mit ihrer Basis beiderseits dem Grunde des Receptakels angewachsen, aber seitlich frei. Vor der Sporenreife greifen die beiden Klappen übereinander, und zwar die obere über die untere, so dass das ganze Receptakel ringsum völlig eingeschlossen wird. Bei der Sporenreife wird die untere Klappe zurückgeschlagen, so dass sie der Blattunterseite anliegt und dass die reifen Sporangien senkrecht nach unten zu hängen; oder es findet, was ebenso häufig vorkommt, bei der Sporangienreife eine Drehung des Läppchens, welches den Sorus trägt, um 180° statt, so dass die Unterseite des Sorusläppchens der Blattunterseite parallel gegenüber steht. Zu bemerken ist noch, dass beide Klappen parenchymhaltig, mehrschichtig und blattartig ausgebildet sind; doch ist die untere Klappe etwas schwächer gebaut als wie die obere; daher kommt es, dass erstere nach Oeffnung des Sorus

meist zusammenschrumpft und dann viel kleiner aussieht als wie die obere Klappe, welche kaum die Länge der oberen erreicht.

Die Entwickelung des Indusiums verläuft hier ganz ähnlich wie bei Davallia und den anderen schon genannten Arten. Die Receptakelanlage *S* in Fig. 5a nimmt auch hier ihre Entstehung in dem ursprünglichen Blattrande, währenddem die beiden Indusienklappen der oberen und unteren Blattfläche entspringen. Zum Unterschiede von Davallia ist hier die zeitliche Differenz zwischen der Anlage des äusseren und inneren Indusienlappens bedeutend grösser als bei den äquivalenten Theilen des Indusienbechers von Davallia. Die obere Indusienklappe *I* stellt in Fig. 5a schon einen sehr grossen Zellhöcker dar im Vergleich zur Anlage der unteren Klappe *i*. In letzterer treten, ähnlich wie bei Davallia sehr frühzeitig keilförmig zugeschärfte Randzellen auf; doch erfährt zum Unterschied von dieser das jugendliche untere Indusium noch so viele radiale Theilungen neben tangentialen, dass es vielschichtig wird und während es in seiner Wachstumsrichtung eine Kurve zu beschreiben sucht, findet eine Drehung des Receptakels statt, die in 5b bereits 90° erreicht hat, die untere Klappe *i* schiebt sich nun zwischen der oberen Klappe und den Sporangienanlagen hindurch, überdacht diese vollständig und biegt mit ihrem vorderen Rande noch ein wenig nach unten zu um; auf diese Weise werden die Sporangien durch die doppelte Decke des äusseren und inneren Indusiums überdacht.

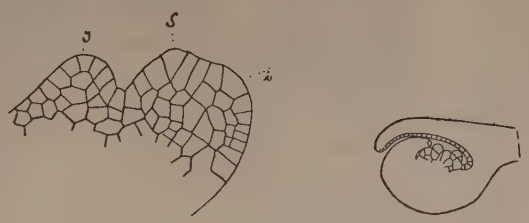


Fig. 5a. Fig. 5b.

Fig. 5. Balantium antarcticum.
In 5a bedeutet *I* = Anlage der äusseren, *i* = die der inneren Indusienklappe, *S* = Receptakelanlage. In 5b ist die untere Klappe eben im Begriff, sich zwischen der oberen und den Sporangienanlagen hindurchzuschieben. 5a ist 152,5mal und 5b ist 76mal vergrössert.

Cibotium spectabile (Fig. 6) besitzt ebenfalls zwei blattartig ausgebildete Indusiumklappen ähnlich der vorigen Art; doch ist die untere hier bedeutend grösser wie die obere; auch ist hier der den Sporangien zu Theil werdende Schutz bei weitem nicht so vollkommen wie bei voriger Art, da sich beide Klappen mit ihren vorderen Rändern zwar berühren, nicht aber übereinanderschieben. Die Entwickelung des Sorus scheint hier ähnlich wie bei den vorigen Arten zu

verlaufen. Fig. 6 stellt den Längenschnitt eines verhältnissmässig schon alten Stadiums dar; aus S_1 wird das erste, aus S_2 das zweite Sporangium seine Entstehuug nehmen.

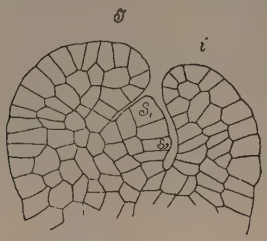


Fig. 6. Cibotium spectabile. Längenschnitt eines jugendlichen Sorus. 152,5mal vergrössert. I = äussere, obere Indusienklappe, i = untere, innere Indusienklappe, S_1 = erstes, S_2 = zweites Sporangium in der Anlage.

Ueber Cibotium Schiedei vergleiche man Burck p. 44 und Prantl III p. 142.

Schliesslich sei noch auf die Hymenophyllaceen aufmerksam gemacht; bei ihnen sind die Sporangien ebenfalls Randbildungen. Die Entwickelung des zweiklappigen oder becherförmigen Indusiums steht derjenigen der eben behandelten Arten sehr nahe (cf. Prantl's „Hymenophyllaceae").

III. Besondere Fälle des Sporangienschutzapparates.

1. Bei den Ophioglosseen bedarf bekanntlich jedes Blatt vier Jahre zu seiner Entwickelung. Die Sporangien entwickeln sich fast bis zu ihrer Reife unter der Erde. Ihre Entwickelung beansprucht etwa ein volles Jahr. Ausserdem aber kommen noch zwei andere Momente hier in Betracht, die den Sporangien zur Jugendzeit einen Schutz gewähren. Einmal finden sich die jugendlichen Blätter in den unteren Theil der älteren Blätter eingeschachtelt, und weiter umfasst der sterile Blatttheil mit seinen Fiedern in der Jugend das Sporophyll; im Vergleich zu Botrychium ist bei Ophioglossum diese Umhüllung eine noch vollkommenere, da der sterile Blatttheil ganz ist, und auf der dorsalen Seite des Sporophylls mit seinen Rändern noch etwas übereinander greift, so dass das jugendliche, gerade gestreckte Sporophyll den Kern eines Hohlcylinders vorstellt.

2. Bei den Lycopodiaceen wird in erster Linie der Sporangienschutz durch die, wenigstens in der Jugend stets vorhandene, aufrechte Stellung der Sporophylle erzielt; dazu kommt aber noch die alternirende Stellung der Sporophyllquirle, wodurch eine dachziegelförmige Deckung der Sporophylle zu Stande kommt. Am schönsten sah ich diesen Schutzapparat ausgeprägt bei Lycopodium annotinum (Fig. 7a); es ist hier ein jedes Sporophyll noch eigens mit einem trockenhäutigen Rand umsäumt, der einem falschen Indusium vergleichbar ist; gleich diesem entwickelt er sich als Neubildung auf dem ursprünglichen Blattrande aus keilförmigen Randzellen (R in Fig. 7b). Mit diesen trockenhäutigen Rändern greifen die Sporophylle

ein und desselben Quirles häufig noch etwas über einander. Jedes Sporophyll legt sich mit dem grössten Theil seiner freien Spreite über die Berührungsstelle der beiden oberen, mit ihm alternirenden

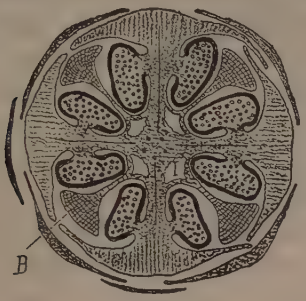


Fig. 7a. Fig. 7b.

Fig. 7. Lycopodium annotinum.

7a ein Querschnitt durch die Sporophyllähre; *B* = Sporophyllbasis; jedes der vier Sporangien ist zweimal durchschnitten. 7b Querschnitt in halber Höhe eines jungen Sporophylls; *R* = Randzelle, aus der das flügelartige Anhängsel seine Entstehung nimmt. 7a ist 14mal und 7b ist 152,5mal vergrössert.

Sporophylle und weiter schiebt sich die an den Stamm herablaufende Basis zwischen die Sporangien der beiden tiefer stehenden Sporophylle keilförmig ein.

3. Bei den Equisetaceae geht die Hauptentwickelung der Sporangien ebenfalls unter der Erde vor sich im Laufe eines Sommers; weitaus die Mehrzahl der fertilen Sprosse überwintert unter der Erde in einem schon sehr weit vorgeschrittenen Stadium. Die meisten im Späthherbste ausgegrabenen Sporophyllähren von Equisetum Telmateja und arvense enthielten schon Sporen mit deutlich differenzirten Elateren. Die den Sporangien während ihrer unterirdischen Entwickelung und Ueberwinterung nöthige Schutzeinrichtung besteht in folgenden drei Factoren: einmal sitzen die Sporangien auf der der Sprossaxe zugekehrten Innenseite der Sporophylle, die, morphologisch betrachtet, die Oberseite des Sporophylls darstellt; zweitens sind die meist hexagonalen Sporophyllschilder in alternirende Quirle vereinigt, wobei durch enge Berührung der einzelnen Schilder ein mosaikartiger Zusammenschluss der ganzen Sporophyllähre erzielt wird. Dieser Zusammenschluss erhält dadurch noch ein ganz besondere Festigung, dass jedes Sporophyllschild an seinen seitlichen Berührungsflächen mit den benachbarten Sporophyllen eine Menge unregelmässiger, conischer Zähne trägt, die zwischen sich grubige Vertiefungen lassen und die

in eben solche der Nachbarschilder eingreifen; und schliesslich wird die ganze Sporophyllähre noch durch die tütenförmig in einander geschachtelten Laubblattquirle vollständig eingehüllt. Zum Zwecke dieser Umhüllung finden sich bei vielen Equiseten die Blattquirle fertiler Sprosse ganz besonders kräftig entwickelt, was z. B. für E. Telmateja gilt, bei der die Blattquirle fertiler Sprosse etwa doppelt so gross werden als die steriler. An der im jugendlichen Stadium spindelförmig gestalteten Sprossaxe convergiren die oberen Blattquirle mit ihren Scheidenzähnen, so dass die Sporophyllähre auch von oben her geschützt wird. Die einzelnen Blattquirle sind hier ebenfalls alternirend und die rinnenförmig gestalteten Blätter lassen demzufolge isolirte Kanäle zwischen sich, die vielleicht eine besondere Rolle bei den Temperaturverhältnissen der Pflanze spielen.

4. Bei den Salviniaceen werden die Sporangien, ähnlich wie bei manchen Cyatheaceen (Diacalpe, Matonia etc.) von einem hohlkugelförmigen, sich über dem Receptakel schliessenden Indusium beschützt; das Nähere über Indusiumentwickelung siehe weiter unten.

5. Bei den Marsiliaceen entstehen die Sporangien in grubigen Vertiefungen aus Oberflächenzellen des Sporophylls. Durch Wucherungen des Sporophylls werden die Gruben geschlossen, so dass die sog. Fruchtkapsel zu Stande kommt. Auf die über diesen Gegenstand bereits vorliegenden Arbeiten von Goebel, Meunier, Campbell (für Pilularia) und auf die von Büsgen (für Marsilia) kann hier nur verwiesen werden.

B. Sporophyllmetamorphose (s. st.).

Der Zweck, welcher durch die Umwandlung der fertilen Spreite erreicht werden soll, ist stets ein und derselbe: auf Kosten vegetativer Substanz Sporangien zu erzeugen und dieselben in der ihnen zukommenden Function zu unterstützen; es ist klar, dass die Erreichung dieses Zieles, von anderem abgesehen, stets mit einer Flächenverringerung der ursprünglichen Blattspreite verknüpft sein muss, und es besitzt in der That die grosse Mehrzahl der umgewandelten Sporophylle einen bedeutend kleineren Flächeninhalt als die äquivalenten sterilen Blattspreiten. Das durch die Sporophyllumwandlung angestrebte Ziel wird auf die verschiedenartigste Weise erreicht, d. h. es gelangt die Umwandlung der Blattspreite auf die verschiedenartigste Weise zum Ausdruck; die Umwandlungserscheinungen lassen sich sämmtlich auf 3 Ausbildungsweisen zurückführen:

I. Verkürzung oder Verschmälerung, wenn das fertile Blatt kürzer oder schmäler als das sterile ist;
II. Theilung, wenn das fertile Blatt reicher gegliedert ist das sterile;
III. reducirte Gliederung; wenn das fertile Blatt weniger reich gegliedert ist als das sterile.

Je 2 oder 3 der genannten 4 Factoren können in Combination auftreten; ausgeschlossen ist selbstverständlich die Verbindung von II + III.

Die Anordnung des ziemlich umfangreichen aber lange nicht erschöpften Stoffes geschah nach diesen 3 ebengenannten Gesichtspunkten; und zwar wurden dabei diejenigen Arten stets an den Anfang gestellt, die in reinster Weise die jeweilige Ausbildung zeigten, und die Combinationen kamen an das Ende, so dass eine Art Stufenleiter in jeder Gruppe sichtbar ist. Um ein möglichst vollständiges Bild von den Umwandlungserscheinungen der Sporophylle liefern zu können, fanden im Nachstehenden noch eine Anzahl heterophyller Arten Unterkunft, bei denen sich nur die Sporophylldifferenzen angegeben finden, die aber im Uebrigen nicht näher untersucht wurden.

Die Lycopodiaceen, Equisetaceen, Salviniaceen und Marsiliaceen sind in dem nun folgenden Abschnitt nicht mit inbegriffen; ich habe sie besonders behandelt.

I. Verkürzung oder Verschmälerung.

1. Verkürzung.

Acrostichum simplex Sw.

Die fertile Spreite ist um die Hälfte kürzer als die sterile; der Sporophyllstiel kann länger oder kürzer sein als der Blattstiel, die dichotomen Seitennerven sind nicht verändert.

Acrostichum Aubertii Desv.

Die Sporophyllspreite ist länglich, oben und unten gerundet, nur $^1/_6$mal so lang als die sterile; Sporophyllstiel $2^1/_2$mal so lang als der Blattstiel, die einfachen oder dichotomen Seitennerven sind unverändert.

Acrostichum recognitum Kunze.

Die fertile Spreite ist $^1/_3$mal so lang und ein wenig schmäler als die sterile, der Sporophyllstiel $1^1/_2$—3mal so lang als der Blattstiel; die Nervatur wie bei voriger Art.

2a) Verschmälerung mit wenig reducirter Nervatur.

Acrostichum latifolium Sw.

Die fertile Spreite ist etwas weniger als halb so breit wie die sterile, sie kann um die Hälfte kürzer oder auch länger sein als diese. Der Sporophyllstiel ist doppelt so lang als der Blattstiel; die dichotomen Seitennerven sind beim Sporophyll entsprechend verkürzt. Fertile Mittelformen sind häufig; der sporangientragende, obere Spreitentheil ist nicht oder nur wenig schmäler als der untere, vegetative.

Acrostichum araneosum Eaton.

Die fertile Spreite ist $^1/_3$—$^1/_4$mal so breit als die sterile und der Sporophyllstiel ist dreimal so lang als der Blattstiel, die ein- bis mehrfach dichotomen Seitennerven sind entsprechend verkürzt.

Acrostichum rigidum Wallr. (= Photinopteris Horsfeldii Sm.).

Die linealische Sporophyllfieder ist circa $^1/_{20}$mal so breit als die eiförmige sterile Fieder, wird aber bedeutend länger als letztere; die in die Länge gezogenen Netzmaschen des Sporophylls sind ohne Secundärmäschchen; wie solche die, aus grossen, fast quadratischen Netzmaschen bestehende Nervatur der sterilen Spreite besitzt.

Dryostachium splendens Sm.

Die fertile Primärfieder ist etwa $^1/_3$mal so breit als die sterile; die Seitennerven der fertilen Fieder schliessen nur unregelmässig angeordnete grössere und kleinere Maschen zwischen sich ein; die Seitennerven des sterilen Blattes dagegen nehmen zwischen sich in ziemlich regelmässiger Anordnung Primär- und Secundärmaschen auf.

Llavea cordifolia Lagasca.

Das 3fach gefiederte Blatt ist im unteren Theil steril, im oberen fertil; ein fertiles Tertiärfiederchen ist, wenn seine beiden mit einem falschen Indusium ausgerüsteten Blatthälften nach unten umgeschlagen sind, $^1/_{10}$mal so breit als das sterile eiförmige Endfiederchen, dabei wird das fertile doppelt so lang als letzteres. Die Gabeläste der doppelt dichotomen Seitennerven sind entsprechend verkürzt.

Fertile Mittelformen.

Solche Tertiärfiederchen tragen in ihrem oberen Theil eine flach ausgebreitete sterile Spreite, die $^1/_5$—$^1/_3$ der Gesammtlänge des Fiederchens ausmacht und 3—5mal so breit ist als der normale untere Sporophylltheil.

Drymoglossum piloselloides Presl.

Das fertile Blatt ist $^1/_3$—$^1/_4$mal so breit als das eiförmige sterile und bis 5 mal so lang wie dieses; der Sporophyllstiel ist doppelt so lang oder länger als der Blattstiel.

Eine fertile Mittelform wurde beobachtet, die die Mitte einhielt zwischen dem linealischen Sporophyll und dem eiförmigen Laubblatt, im übrigen aber ebenso reichlich Sporangien trug wie das normale Sporophyll.

Blechnum Spicant.

Das Sporophyll, das in Mitten der oft rosettenförmig gestellten Blätter steht, unterscheidet sich zunächst durch seine mehr verticale Richtung von den letzteren. Der Sporophyllstiel wird doppelt so lang als der Blattstiel; die fertilen Primärfiedern sind von einander (wenigstens im unteren Theil) entfernt und nicht an der Basis zusammenhängend wie die sterilen. Durchschnittlich sind die Sporophyllfiedern halb so breit als sterile; die fertilen Fiedern besitzen eine aus 2 medianen Reihen von Netzmaschen bestehende Nervatur; von ersteren verlaufen noch kleine Nerven gegen den Rand. Die sterile Fieder hingegen besitzt einfachgegabelte Seitennerven, die nur hie und da durch Anastomosen verbunden sind.

Fertile Mittelformen

besitzen nicht die straff aufrechte Haltung der Sporophylle; dieselben sind von Lürssen (pag. 111) bereits ausführlich geschildert, cf. auch Milde I, pag. 616.

Pteris heterophylla L.

Normal erstreckt sich die Sporangienbildung über ein ganzes 3fach gefiedertes Blatt; die fertilen Endblättchen sind ganzrandig und kaum halb so breit als die länglichen grobgezähnten sterilen. Das Sporophyll trägt ausserdem 2 fertile Randnerven.

Fertile Mittelformen.

Von diesen findet sich eine ganze Stufenleiter vor an Blättern, die unten steril und oben fertil sind. Mit dem Auftreten noch so weniger Sporangien erscheint gleichzeitig ein entsprechend langes Stück eines Randnerven und eines ebenso langen randständigen Indusiums, wobei an der betreffenden Stelle 2 bis viele Randzähne verschwinden.

2b) Verschmälerung mit stark reducirter Nervatur.

Lomagramma pteroides Sm.

Eine fertile Fieder 1. Ordnung ist $^1/_3$mal so breit als eine ebensolche sterile; die einfache Netzmaschennervatur der sterilen Fieder ist bei der fertilen auf einige in die Länge gezogene Netzmaschen reducirt.

Gymnopteris decurrens Hook. (= Acrostichum rivulare Wall.).

Das Sporophyll ist linealisch und nur $^1/_{17}$mal so breit als das sterile längliche Blatt, dessen Spreite sich nach unten zu flügelförmig verschmälert; die Sporophyllnervatur besteht, abgesehen von dem medianen Nerv, aus 2 fertilen Nerven, dagegen besitzt das sterile Blatt Seitennerven, zwischen denen sich noch sehr viele freie Nervenäste einschliessende Netzmaschen vorfinden. Der Sporophyllstiel ist 16mal so lang als der Blattstiel, wenn man die am Blattstiel herablaufende Lamina abrechnet.

Polypodium ciliatum Willd.

Das Sporophyll ist $^1/_4$mal so breit als das längliche Laubblatt, und länger gestielt; die Nervatur ist reducirt auf die fiederig angeordneten Sorusnerven; jedem von diesen sitzt ein hufeisenförmig gekrümmter Receptakelnerv auf, die Nervatur des sterilen Blattes dagegen besteht aus 2 Reihen sehr grosser, an den Mittelnerv sich anlegenden Netzmaschen, von denen noch viele kleine freie Nervenäste gegen den Rand zu verlaufen. Die grossen Netzmaschen sind noch in eine grössere und kleinere getheilt, wobei in die erstere ein sehr langer, am Ende stark verdickter freier Nerv ausläuft; das Sporophyll ist schwach wellig ausgerandet, das Laubblatt aber ganzrandig. Aehnlich liegen die Differenzen bei allen dem Subgenus Niphobolus angehörigen Arten, wozu auch P. ciliatum gehört.

Salpinchlaena scandens Presl. β lomarioides Baker.

Die lineale Sporophyllfieder ist 2 – 3 mm breit, wenn die beiden Blattränder mit den falschen Indusien nach unten umgeschlagen sind, die sterile wird bis 27 mm breit; dabei kann erstere die doppelte Länge der letzteren erreichen. Die einfachen oder 1mal gegabelten Seitennerven der sterilen Primärfieder fehlen beim Sporophyll gänzlich; dagegen treten bei diesen 2 dem Mittelnerv parallele, fertile Nerven auf, die durch viele Anastomosen mit ersteren in Verbindung stehen.

3. Verschmälerung und Verkürzung der Sporophyllspreite.

Pteris cretica Linne.

Die fertile Primärfieder ist kürzer als die sterile; erstere wird 5 mm breit, letztere aber bis zu 26 mm; das ganzrandige Sporophyll

trägt beiderseits ein falsches Indusium, das Blatt ist am Rande gezähnt; das Sporophyll trägt 2 fertile Randnerven, welche die Enden der einfach gegabelten und verkürzten Seitennerven verbinden.

Acrostichum Yapurense Martius.

Eine fertile Fieder ist $^1/_3$mal so breit als eine sterile, und bedeutend kürzer; die Sporophyllnervatur zeigt keine wesentliche Abänderung.

Acrostichum praestantissimum Bory.

Die linealische Sporophyllfieder ist $^1/_5$mal so breit als eine sterile Fieder und bedeutend kürzer wie diese. Die Zahl der Netzmaschen ist beim Sporophyll eine bedeutend geringere und die noch vorhandenen Maschen sind stark in die Länge gezogen. Eine

fertile Mittelform

bildet Hooker ab Tab. 58, Fig. 2.

Lindsaya dimorpha.

Das Sporophyll steht auch hier in Mitten der übergebogenen Laubblätter und zeichnet sich vor diesen zunächst durch seine straff aufrechte Verticalstellung aus; der Sporophyllstiel wird 7—11mal so lang als der Blattstiel. Eine dreieckige, vorne ausgerandete Sporophyllfieder 1. Ordnung ist nur $^1/_4$mal so gross als die ähnlich gestaltete sterile Primärfieder, die vorne convex ist; eine

fertile Mittelform

sah ich an einem sonst normalen Stock. Das betreffende Blatt war übergebogen, der Blattstiel länger als beim normalen Laubblatt und die reichlich Sporangien tragenden Fiedern waren in Grösse und Gestalt von normal sterilen kaum verschieden.

Lomaria vestita Blume.

Das einfach gefiederte Blatt ist in seiner ganzen Ausdehnung fertil oder steril. Die fertile linealische Primärfieder ist $^1/_3$mal so breit und $2^1/_2$mal kürzer als die lanzettliche sterile Primärfieder. Das Sporophyll ist ganzrandig, das Blatt fein gesägt; die gegen den Rand zu verlaufenden einfachen oder oft gegabelten Seitennerven der Primärfieder fehlen beim Sporophyll gänzlich, dagegen besitzt das Sporophyll 2 fertile, der Mittelrippe parallele Nerven, die durch kleine Commisuren mit ersterer in Verbindung stehen. Nahe dem Blattrande entspringt auf der Unterseite beiderseits am Sporophyll ein echtes Indusium, das sich in Gestalt einer Rinne um die Sporangien herumlegt; der

ausserhalb des Indusiums gelegene freie Spreitentheil ist nur $^1/_4$mal so breit als das Indusium.

Fertile Mittelformen.

Hieher gehörige Primärfiedern nehmen entweder ein ganzes Blatt ein, oder sie sind auf den oberen Theil eines Battes beschränkt und gehen nach unten zu in normal sterile über, wobei dann der untere Theil einer Fieder immer mehr und mehr vegetativ sich ausbildet; dabei ziehen sich die Sporangien immer mehr nach oben zurück, bis sie an den untersten Fiederblättern gänzlich verschwinden.

Sind derartige Primärfiedern in ihrer ganzen Ausdehnung fertil, so besitzen sie die Länge normal steriler Fiedern; die Sporangien sind bei ihnen in geringerer Anzahl vorhanden, und der ausserhalb des Indusiums gelegene freie Blatttheil gelangt zu weiterer vegetativer Ausbildung und wird $^1/_3$—$^1/_2$mal so breit als das Indusium. Trägt jedoch die halb umgewandelte Primärfieder im unteren Theil noch ein Stück vegetativer Spreite, so findet man, wie an der Uebergangsstelle der sterilen Spreite in die fertile die Seitennerven immer kürzer werden, wobei die dichotomen Seitennervern ganz verschwinden können. An günstiger Stelle sieht man auch, wie zwischen den Seitennerven Quercommisuren auftreten, die hinter einander gereiht, dem Mittelnerv parallel verlaufen. Treten an diesen Quercommisuren Sporangien auf, so findet sich auch stets ein Indusium von der betreffenden Stelle an vor; dabei können die gegen den Rand zu verlaufenden Seitennervchen als einfache noch vorhanden sein, oder sie sind mit dichotomen untermischt und dann durch ihre Kürze von denen des normal sterilen Blattes verschieden; schliesslich können sie auch mit dem Auftreten von Sporangien und Indusien plötzlich verschwinden; ähnliche fertile Zwischenformen sah ich ausserdem bei folgenden Lomariaceen: bei Lomaria discolor Sprengel, L. capensis var. procera, L. Gilliesii Presl. und bei L. Regneliana Kunze.

II. Theilung der Sporophyllspreite.

Trochopteris elegans Gardner.

Ein fertiler Blattlappen ist buchtig gelappt, ein steriler ist ganz und besitzt höchstens am Scheitel eine seichte Ausrandung. Die Nervatur eines fertilen Blattlappens muss eher fiederig als dichotom genannt werden, während den sterilen Blattlappen (dem medianen

stets) eine dichotome Nervatur zukommt. Die Nervenepidermiszellen fertiler Blattlappen besitzen fast gerade Zellwände im Vergleich zu den noch deutlich gewellten Membranen äquivalenter Zellen steriler Lappen; nach Prantl soll auch das Parenchym im fertilen Blattlappen schwächer entwickelt sein als im sterilen.

Sterile Mittelformen tragen basale buchtig gelappte Blattlappen, die den fertilen ähnlich sind.

Interessant ist noch, dass Trochopteris allein von allen Aneimiaceen die Spaltöffnungen nur auf der Oberseite des Blattes trägt. (Nach langem Suchen entdeckte ich eine einzige auf der Unterseite eines fertilen Blattlappens.) Die Spaltöffnungen liegen unter den oberseits in grosser Anzahl vorhandenen, langen, gegliederten Haaren, die wohl als Schutzorgane für erstere angesehen werden dürfen; dass bei Trochopteris die Spalten auf die Oberseite beschränkt sind, hat jedenfalls seinen Grund in der eigenartigen Wuchsform dieser Pflanze. Die kleinen, nur wenige Centimeter langen Blätter sind zu einer Rosette gruppirt und liegen zum Theil dachziegelartig übereinander; dadurch würde die Athmung und Transspiration wesentlich beeinträchtigt werden, wenn die Spalten, wie bei allen anderen Aneimiaceen auf der Unterseite stünden.

Davallia heterophylla Sm.

Das längliche Sporophyll trägt einfache eiförmige Fiederlappen, die durch tiefe ausgebuchtete Spalten von einander getrennt sind; das sterile Blatt dagegen ist länglich, ungetheilt. Jeder Sporophylllappen ist am Rande noch seicht gekerbt, dabei entspricht je einem Secundärläppchen je 1 Sorus. Der Sporophyllstiel ist doppelt so lang als der Blattstiel. Der in je 1 Sporophylläppchen eintretende Seitennerv ist einfach gefiedert; dagegen sind die Seitennerven des sterilen Blattes einfach dichotom und in bedeutend grösserer Anzahl vorhanden als bei letzterem.

Pteris pedata Linne.

Die langestielte fertile Blattfläche ist 5lappig, fast 5zählig; jeder Lappen ist sehr tief fiederspaltig. Das sterile Blatt hingegen besitzt 5 nicht scharf von einander getrennte ungetheilte Lappen. Das Sporophyll besitzt weiter einen fertilen Randnerv; im Uebrigen zeigt die Netzmaschennervatur keine wesentliche Abweichung von der des Laubblattes. Eine

fertile Mittelform

zeigte dieselbe Gestalt wie ein normal steriles Blatt, nur waren ihre 5 Lappen etwas weiter vorgezogen.

Aehnliche Mittelformen beobachtete ich an noch anderen dieser Species nahe stehenden Arten, die mit ihr dem subgenus Doryopteris angehören.

Lygodium volubile Sw. (= L. lucens Kaulfss.).

Die fertilen Tertiärsegmente sind länglich und tragen, im Gegensatz zu den ähnlichen am Rande gesägten sterilen Segmenten, beiderseits in fiederiger Anordnung linealische Läppchen, welche die Träger der Sori sind und von einem gefiederten Nerv durchzogen werden.

Mittelform.

An der Basis der Sporophyllläppchen finden sich häufig leere, mit einem Indusium versehene Sori vor. Solche Läppchen sind noch ebenso lang als normal fertile (5 mm); nehmen mehrere Sori eine sterile Ausbildung an, so nimmt das fertile Fiederchen an Länge zu. Schreitet dieser Process noch weiter, so können alle Sori steril mit normalen Indusien ausgebildet sein. Verschwinden schliesslich diese auch noch, so ist das ganze Läppchen vegetativ entwickelt und stellt eine sterile Mittelform dar; ein solches vegetatives Läppchen kann dann fast die 5fache Länge (24 mm) eines normalen Sporophyllläppchens erreichen. Tertiärsegmente die ausschliesslich ganz sterile, indusium- und sporangienlose Läppchen in grosser Anzahl trugen, sah ich nicht, wohl aber finden sich sterile Segmente, die nur ein paar vereinzelte solche Läppchen an der Basis tragen.

Asplenium dimorphum Kunze.

Eine fertile Primärfieder ist je nach ihrer Stellung doppelt oder einfach fast bis zur Spindel fiederig eingeschnitten, so dass schmale, linealische Läppchen entstehen, welche die Sporangien tragen; eine sterile Primärfieder dagegen ist entweder nur im unteren Theil fiederschnittig, oder sie ist ungetheilt. Im ersteren Fall entstehen dann wenige, ovale Blattlappen; der Rand des sterilen Fiederchens ist stets unregelmässig stumpf gezähnt.

Fertile Mittelform.

Normaler Weise erstreckt sich bei A. dimorphum die Fructification über ein ganzes Blatt. Blätter, die im oberen Theil normal fertil und im unteren normal steril sind, tragen an der Grenze beider Regionen Primärsegmente, die fertile Mittelformen sind. Ihre Secundärfiedern sind etwa bis zur Hälfte mehrfach in schmale Lappen gespalten, die an der Spitze noch einmal verschieden tief eingeschnitten sein können. Sie tragen auf der Unterseite Indusien, die aber zum Theil kürzer als

die an normalen Sporophyllen sind und von denen jedes wenige bis zu 12 verkümmerte Sporangien enthält, die erst durch Bleichen des betreffenden Blättchens zum Vorschein kommen. Diese Formen gehen nach oben allmählich durch tiefer eingreifende Theilung in normale Sporophyllsegmente über.

Schizaea digitata Sw.

Das Sporophyll trägt zum Unterschied von dem ungetheilten, grasartigen Laubblatt an der Spitze eine einfach gefiederte fertile Spreite mit linealischen aufrechten Segmenten.

3 sterile Sporophyllfiedern wurden beobachtet an einem Blatt. Die genaue Untersuchung liess auch keine Spur von Sporangienanlagen erkennen; jede Sporphyllfieder war etwa $7^1/_2$ mm lang und $^1/_5$—$^1/_4$mal so breit als eine normal fertile, die $^3/_4$ mm breit und bis zu 55 mm lang wird.

Acrostichum osmundaceum Hoocker.

Die fertilen Secundärsegmente sind gefiedert mit linealischen Endsegmenten, die sterilen dagegen sind nur fiederschnittig. Die fertilen Endsegmente tragen 2 dem Mittelnerv parallele fertile Nerven, dagegen trägt jeder sterile Tertiärlappen je einen gefiederten Seitennerv.

Fertile Mittelform.

Normaler Weise erstreckt sich die Fructification über ein ganzes Blatt. Das betreffende, die Mittelstellung einnehmende Blatt, trug im unteren Theil Primärsegmente, die lange, einfache, fertile Secundärsegmente trugen; die Primärspindel jedoch endete mit einer länglichen sterilen Spreite. Die oberen Primärsegmente, die am Ende ebenfalls eine sterile Spreite trugen, waren ähnlich beschaffen, aber ohne Secundärsegmente. Die Sporangien sassen hier allein der schmalen Primärspindel an, was auch für normale Sporophyllfiedern gilt; der oberste Theil des Blattes war normal steril. (Aus Ceylon stammend, in Goebels Privatherbar.)

Thyrsopteris elegans Kunze.

Das Sporophyll ist doppelt gefiedert, die Primärfiedern des Laubblattes sind nur einfach fiederschnittig; jedes parenchymlose Sporophyllästchen 2. Ordnung trägt terminal einen halbkugeligen Sorus.

Botrychium Lunaria Sw.

Der fertile Blatttheil ist 2—3fach gefiedert im Vergleich zu dem einfach gefiederten sterilen Blatttheil; ferner ist das Sporophyll sehr lang gestielt und vertical gerichtet, der sterile Blatttheil ist etwas über-

gebogen. Die fertilen Primärfiedern haben je nach ihrer Theilung einfach oder doppeltfiederige Nervatur; die rundlichen sterilen Primärfiedern sind von einem mehrfach dichotom sich theilenden Nerv durchzogen.

Die Entwickelungsgeschichte der Ophioglosseen ist schon mehrfach untersucht, insbesondere von Hofmeister für Botrychium und von Holle für Ophioglossum; sie zeigt, dass das Sporophyll aus der Blattanlage auf deren Innenseite seine Entstehung nimmt, als ein der Blattanlage gleichgestalteter Zellhöcker ohne Scheitelzelle. Schon die Thatsache, dass die Anlage eines Sporophylls bei den Ophioglosseen (und ebenso bei den Marsiliaceen) das Vorhandensein einer Laubblattanlage voraussetzt, spricht gegen die Prantl'sche und Bower'sche Hypothese. Ferner erbringt die Entwickelungsgeschichte die richtige morphologische Deutung des Sporophylls; dieses ist bei den Ophioglosseen ein dem sterilen Blatttheil äquivalentes Gebilde, und eine sterile Primärfieder entspricht einer solchen am Sporophyll. Dies beweisen ausserdem auch alle unten angeführten Rückschlagsbildungen; werden an der Primärfieder eines Sporophylls keine Sporangien angelegt, so entsteht aus ihrer Anlage ein normal steriles Primärfiederchen. Werden am ganzen Sporophyllltheil keine Sporangien angelegt, so bildet er sich gleich dem sterilen Blatttheil aus.

a) Fertile Mittelformen.

Diese besitzen stets normalentwickelte Sporangien; je nach der Stellung, welche erstere einnehmen, lassen sich 2 Fälle auseinander halten: fertile Mittelformen am sterilen Blatttheil, und solche am fertilen.

α) Fertile Mittelformen am sterilen Blatttheil (Fig. 8 a, b).

Treten nur ein oder einige vereinzelte Sporangien am Rande eines sterilen Fiederblättchens auf, so hat dieses in der Regel noch seine normale Gestalt und Grösse; dabei sitzen die Sporangien dem Ende eines Nervenastes auf. Dass an derartigen Blättchen eine Umwandlung noch nicht eingetreten ist, kann nur dadurch erklärt werden, dass eben das betr. Blättchen im Stande ist, die den wenigen Sporangien nöthigen Baustoffe zu liefern, ohne zu Gunsten der Sporangien auf Kosten seiner vegetativen Substanz metamorphosirt zu werden. Anders verhält es sich jedoch, wenn die Sporangien zu zwei oder mehreren gruppenweise am Rande eines Fiederblättchens auftreten. Dieses ist dann nicht mehr im Stande, die im Laufe seiner Entwickelung erzeugten vegetativen Substanzen allein für sich zu beanspruchen und normale Ge-

stalt anzunehmen; es verbrauchen die an dem Fiederchen angelegten Sporangien so viel vegetative Substanz zu ihrer Entwickelung, dass dem sich entwickelnden Fiederchen nur noch ein ganz bestimmtes Quantum vegetativer Substanz für seine Ausbildung gelassen ist; in Folge dieser theilweisen Stoffentziehung durch die Sporangien erleidet das betreffende Fiederblättchen eine theilweise Umgestaltung. Es beginnt die Metamorphose, indem da, wo die Sporangien auftreten, die Blattfläche eine Theilung erfährt. Die Sporangien findet man dann häufig schmalen Läppchen ansitzen (cf. die Fig. 8). Je grösser die Zahl der Sporangien ist, die an einem Fiederblättchen angelegt werden, um so grösser ist auch das von den Sporangien zu ihrer Entwickelung beanspruchte Quantum an Baustoffen, die das Fiederblättchen liefern muss; und demzufolge muss auch dieses um so stärker metamorphosirt werden und dem normalen Sporophyll um so näher stehen. Mit der Spreitentheilung geht eine Umwandlung der Nervatur Hand in Hand, indem die einzelnen fertilen Läppchen von einem gefiederten Nerv durchzogen werden, und ebenso gelangt entsprechend der jeweiligen Umwandlung ein mehr oder weniger deutlicher Stiel zur Ausbildung (cf. auch Goebel V p. 111 die Abbildungen).

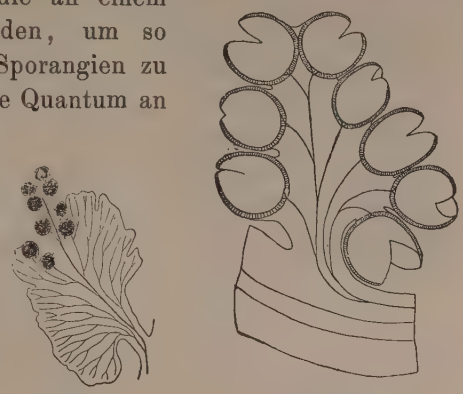


Fig. 8a. Fig. 8b.

Fig. 8. Zwei fertile Mittelformen von dem vegetativen Blatttheil von Botrychium Lunaria (von zwei verschiedenen Individuen). 8a ist zweimal und 8b ca. zehnmal vergrössert.

Ist das Fiederblättchen klein (wie solche auch stets die obersten Primärfiedern eines Sporophylls sind), so besteht die Umwandlung in blosser Verschmälerung der Spreite, wenn man davon absieht, dass ein jedes Sporangium eigentlich einem kleinsten Fiederblättchen aufsitzt. Fig. 8b stellt ein Stadium dieses Umwandlungsprocesses dar. Die Metamorphose hat ihren Höhepunkt erreicht, wenn das ganze Botrychiumblatt zu einem Sporophyll wird, so dass das Blatt zwei fertile Abschnitte trägt. Dies sind die völlig fertilen Blätter (cf. diese weiter unten).

Mitunter finden sich Formen unter den Botrychien, bei denen das eine der beiden untersten Primärsegmente vollständig in ein

Sporophyll verwandelt ist, das freilich stets kleiner ist als das eigentliche Sporophyll (der fertile Blatttheil). Auf eine solche von Milde (I tab. 53 Fig. 198) abgebildete Form des Botrychium rutaefolium möchte ich hier besonders aufmerksam machen. Hier ist das betr. metamorphosirte Primärsegment des sterilen Blatttheiles nur unmerklich von dem eigentlichen Sporophyll verschieden. Eine auffallende Aehnlichkeit mit vielen Aneimiaceen ist hier nicht zu verkennen. Solche Befunde liefern für die Deutung des Sporophylls der Ophioglosseen als unpaares medianes Fiederblatt eine scheinbare Stütze. Die schon oben angeführte Entwickelungsgeschichte zeigt jedoch, dass diese Anschauung älterer und auch mancher neuerer Morphologen (Prantl) unbegründet ist. Während das Sporophyll eine Neubildung auf der Blattanlage ist, gehen die Primärsegmente aus dichotomer Anlage hervor; beide können somit nicht gleichgestellt werden.

Fertile Mittelformen am sterilen Blatttheil kommen wohl bei allen Botrychiumarten (cf. Lürssen) vor; von folgenden zwei konnte ich sie noch nirgends erwähnt finden, wesshalb ich sie eigens noch anführe.

An einem Exemplar von B. virginianum (von Nuwara Elyia auf Ceylon, in Goebel's Privatherbar) finden sich zwei Tertiärfiedern, von denen die eine vier und die andere fünf Sporangien trägt, und bei einem Exemplar von B. boreale Milde var. incisum Baenitz (von der Insel Pitholmen bei Piteå in Schweden) trägt der unterste lanzettliche Blattlappen einer sterilen Primärfieder auf verschmälerter Spreite jederseits je fünf Sporangien und ein terminales.

β) Fertile Mittelformen am fertilen Blatttheil.

Diese entstehen, was jetzt wohl selbstverständlich ist, dadurch, dass nicht das ganze, den Sporangien zur Verfügung stehende Quantum vegetativer Baustoffe aufgebraucht wird, so dass noch etwas assimilirendes Parenchym sich bilden kann. Es ist dies die unvollständige Metamorphose einer eigentlichen Sporophyllanlage, ein theilweiser Rückschlag. Nur zwei hieher gehörige Fälle von B. Lunaria sind mir bekannt geworden und zwar nimmt beidesmal das ganze Sporophyll diese Mittelstellung ein. Die ganze fertile Spindel ist hier blattartig verbreitert und trägt an ebenso gestalteten Segmenten die Sporangien. Das eine Exemplar bildet Milde ab (I tab. 48 Fig. 135), das andere beschreibt Lürssen (pag. 560 Nr. 16).

b) Sterile Mittelformen.

Hierher darf vielleicht das B. lunaria var. incisum Milde gestellt werden (confer. Milde I Tab. 47 Fig. 124 und Fig. 126—128 incl.). Die sterilen Primärsegmente sind dichotom gelappt in grössere und kleinere Läppchen, entsprechend der Nervatur; aber mit Bestimmtheit muss das B. lunaria var. tripartita Moore (Lürssen pag. 559) hieher gezählt werden. Das unterste sterile Segmentpaar ist hier fiedertheilig und dem oberen Theil der sterilen Spreite ähnlich; auch die von Milde in Fig. 136 und 137 (I Tab. 48) abgebildeten Monstrositäten gehören der var. tripartita an.

c) Rückschlagsbildungen

entstehen dadurch, dass an einzelnen Segmenten oder am ganzen fertilen Blattabschnitt die Sporangienanlegung unterbleibt. Die Sporophyllanlagen bilden sich dann als normal sterile Fiedern, event. als normal sterile Blattabschnitte aus. Sporophylle von B. lunaria, die zwischen normalen Sporophyllfiedern normal sterile Primärsegmente tragen, bildet Milde ab (I Tab. 46 Fig. 132—134). Ein Exemplar von B. lunaria, an dem der ganze fertile Blattabschnitt zurückgeschlagen ist, so dass dieser von dem sterilen nicht wesentlich verschieden ist, bildet Röper ab (Tab. 12 Fig. 30 pag. 261); ferner findet sich noch bei Milde (I Tab. 51 Fig. 183—184) eine Copie aus der Botaniska Notiser aus dem Jahre 1854, die ebenfalls 2 Botrychiumblätter mit je 2 sterilen Blattabschnitten darstellt, die Milde mit einem ? zu B. tenellum stellt.

d) Völlig fertile Blätter

sind bis jetzt beobachtet worden bei B. simplex (Milde I Tab. 50 Fig. 194) und 2 Fälle bei B. lunaria (Milde I pag. 663 und Röper pag. 261). Ein ähnliches Exemplar von B. lunaria mit ein paar kümmerlichen sterilen Blättchen sah ich auch von Höllriegelsgreuth im Isarthale und ein ebensolches bildet noch Milde ab von B. matricariaefolium A. Br. (Tab. 52 Fig. 195).

Aneimia Phyllitidis.

Das fertile Blatt ist länger gestielt als das sterile; die Sporangienbildung erstrekt sich normal nur über die 2 basalen Fiederblätter 1. Ordnung. Letztere sind durch einen sehr langen Stiel und durch ihre 3fach gefiederte Spreite zunächst vor den fast sitzenden ungetheilten ovalen Primärsegmenten ausgezeichnet. Die Nervatur der Sporophyllfieder entspricht der Spreitentheilung; die gegabelten Seitennerven der sterilen Fieder dagegen stehen zum Theil durch vielfache

Anastomosen mit einander in Verbindung. Die Richtung der parenchymlosen Sporophyllfiedern ist eine verticale, die der übrigen sterilen Fiederblätter ist schief oder fast horizontal.

a) Fertile Mittelformen von Aneimia.

α) Bei A. adiantifolia Sw. beobachtete ich eine solche; zur allgemeinen Orientirung sei das nöthigste über diese Spezies vorausgeschickt. Die zwei hintersten fertilen Primärfiedern sind 2—3fach gefiedert, die sterilen dagegen nur 1—2fach. Ein fertiles Endfiederchen ist rundlich, nierenförmig und in 10—12 ganz allmählich zugespitzte Läppchen gespalten. Die obere Epidermis ist ausgezeichnet durch sehr stark verdickte Zellwände, die eine deutliche Mittellamelle zwischen sich lassen; ein steriles Endblättchen dagegen ist rhombisch und in wenige eiförmige Lappen getheilt. Die oberen Epidermiszellen besitzen dünne Membramen ohne Zwischenlamelle.

Die besagte Mittelstellung zeigte die unterste Secundärfieder eines sterilen Primärsegmentes, das den zwei fertilen zunächst stand. Die fertilen Endsegmente 3. Ordnung sind hier vor normalen durch geringere Einschnitte ausgezeichnet, die bei den meisten nur noch als Kerbung zu sehen war; auch näherten sie sich in ihrer zum Theil länglichen, zum Theil verkehrt-eiförmigen Gestalt den gleichen sterilen Segmenten. Die Sporophyllläppchen waren oben ganz plötzlich zugespitzt, die obere Epidermis war von der des sterilen Blattes nicht verschieden. Die untere Epidermis stimmte mit der des normalen Sporophylls überein.

β) Von einem Exemplar der Aneimia imbricata Sturm (aus dem Herbar Alexander Braun's) sagt Prantl (II b p. 20): „Ausser dem normalen, hintersten fertilen Paar sind an dieses angrenzend noch fünf weitere Primärsegmente fertil, aber nach vorne zu allmählich kürzer werdend".

γ) Von Aneimia Millefolium Gardner findet sich bei Martius (Tab. XVI Fig. 3) eine fertile Mittelform abgebildet. Das betreffende Blatt, das an einem sonst normalen Stocke sich befindet, trägt im unteren Theil 10 fertile und im oberen 8 sterile Primärsegmente. Es gehört diese Aneimia zu den wenigen Arten, bei denen sich die Sporangienbildung über das ganze Blatt ausdehnt.

b) Sterile Mittelformen.

Diese fand ich nur bei solchen Arten vor, bei denen die Sporangien auf das unterste Segmentpaar beschränkt sind. Es finden sich hier zweierlei Fälle; entweder nimmt nur das eine der beiden

untersten Segmente diese Mittelstellung ein, während das andere normal fertil ist, oder es sind die beiden Segmente als Mittelformen ausgebildet.

b) 1. Nur das eine der beiden Segmente nimmt diese Mittelstellung ein.

α) Bei einem Exemplar von Aneimia Phyllitidis trug das betreffende Primärsegment, das im übrigen nicht von einem normal sterilen verschieden war, an der Basis zwei längliche Läppchen; in das kleinere der beiden trat ein einmal und in das grössere ein fünfmal dichotom gegabelter Nerv ein. Ein ähnliches Segment, das aber sechs Läppchen in der unteren Hälfte trägt, bildet Prantl ab (II b Tab. II Fig. 24 B) ebenfalls von Aneimia Phyllitidis; freilich erfahren wir nichts von dessen Correspondenten.

β) Bei einem anderen Exemplar von Aneimia Phyllitidis erhob sich das betreffende Primärsegment auf einem 60 mm langen, verticalen Stiele. Das eiförmige Blättchen war nur $^2/_3$mal so gross als ein normales, sonst aber von einem solchen nicht verschieden. Leider fehlte der Correspondent dieses Blättchens; ob es fertil gewesen sein mochte oder nicht, war nicht mehr zu entscheiden. Beide Exemplare α und β entstammten dem botanischen Garten zu Würzburg.

γ) Bei einem Blatt von Aneimia pallida Fiedler & Gardner hatte das betreffende 38 mm lange Segment eine 24 mm lange, ziemlich vertical gestellte Spindel mit drei in weiter Entfernung von einander stehenden Fiederchen. Das endständige war durch zwei Spalten dreilappig und die zwei übrigen waren ungetheilt. Im Vergleich hiezu ist ein äquivalentes normal steriles Fiederchen 16 mm lang, länglich und am Rande gekerbt. Unter den bisher genannten sterilen Uebergangsformen steht das zuletzt beschriebene dem normalen Sporophyll noch am nächsten.

b) 2. Die beiden untersten Segmente sind sterile Mittelformen.

α) Bei Aneimia Phyllitidis war das eine Segment des betreffenden Exemplares 8 mm lang gestielt und trug 1 Paar Secundärfiederchen; in jedes von diesen trat ein mehrfach (bis fünffach) dichotom getheilter Nerv ein, dessen Aeste mit einander anastomosirten; normal sterile Primärsegmente sind nicht oder höchstens 1—2 mm lang gestielt.

β) Bei Aneimia mexicana Klotsch war an einem Exemplar das eine der beiden untersten Segmente 9 mm lang gestielt und

trug im unteren Theil sechs Secundärfiederchen, das andere war 16 mm lang gestielt und trug fünf Secundärfiederchen. Jedes dieser Läppchen wird von einem nicht überall deutlich ausgeprägten Mittelnerv durchzogen, von dem dichotome Seitennerven ausgehen; im Vergleich hierzu ist ein normal steriles Segment ungetheilt, durchschnittlich 2—3 mm lang gestielt und das fertile ist mehrfach gefiedert.

Die Schlussfolgerung, die sich für die Ursache der Umbildung bei Aneimia ergibt, ist, dass die Umbildung bis zu einem bestimmten Grade nicht von dem Auftreten der Sporangien abhängig sein kann; es kann ein Sporophyllstiel entstehen, es kann eine Spreitentheilung eintreten und schliesslich kann eine Verticalstellung stattfinden, ohne dass die Anlage der Sporangien dazu nöthig gewesen wäre. Freilich bleibt, ohne Vorhandensein von Sporangienanlagen, die Umbildung bei Aneimia eine nur unvollkommene.

Fig. 9. Lygodium palmatum.
9a ein normal steriles Secundärsegment; 9b ein normal fertiles von unten; 9c beginnende Umwandlung; der eine Basallappen eines sonst normal sterilen Secundärsegmentes trägt auf wenig vorgezogenem Läppchen ein paar unvollkommene Sporangien; 9d ein halb umgewandeltes Tertiärsegment. Fig. 9a u. c ist $^1/_4$ der natürl. Grösse. 9b u. d in nat. Grösse: beide von der Unterseite.

Lygodium palmatum Sw.
(Fig. 9.)

Die Sporangienbildung erstreckt sich hier normaler Weise entweder über das ganze Blatt oder sie ist auf einzelne Secundärsegmente beschränkt. Das fertile Secundärsegment ist durch seine 3—4 fach gefiedert-fiederschnittige Spreitentheilung vor dem handförmig gelappten, an der Basis tiefherzförmigen sterilen Segment ausgezeichnet. Ein fertiles Endblättchen ist durch 1—3 tiefe Spalten gelappt, die Nervatur des fertilen Secundärsporophylls entspricht seiner Spreitentheilung. Die Sorusnerven in den fertilen Endläppchen sind fiederig angeordnet; dagegen wird jeder der 4—8 Lappen des sterilen Segmentes von einem medianen Nerv

durchzogen, an den sich 2—3 fach gegabelte Seitennerven ansetzen. Das fertile Secundärsegment ist dreimal so lang gestielt als das sterile.

Fertile Zwischenform.

Ganz ähnlich wie bei Botrychium lunaria hält auch hier die Blatttheilung stets gleichen Schritt mit der jeweiligen Zahl der Sporangien; treten nur wenige Sporangien auf, so können diese einem schwach vorgezogenen Läppchen ansitzen, das einem sonst normal steril gebauten Blatte angehört (Fig. 9 *D*). Ein Blick auf die Figur besagt hier mehr als sich mit vielen Worten sagen liesse.

Theilung und Verschmälerung

findet sich bei

Woodwardia areolata Moore.

Das Sporophyll ist einfach gefiedert, das Laubblatt aber nur tief fiederspaltig; die fertile Primärfieder ist $^1/_6$ mal so breit als eine sterile, und trägt nur zwei fertile, mit dem Mittelnerv durch Anastomosen in Verbindung stehende Nerven, das sterile Fiederchen hingegen besitzt beiderseits der Mittelrippe eine sehr wohl entwickelte Netzmaschennervatur. Das Sporophyll ist ganzrandig, das Laubblatt aber am Rande gesägt.

Theilung und Verkürzung.

Lygodium articulatum Richard.

Die Fructification erstreckt sich hier über einzelne Secundärsegmente. Der Blattstiel eines fertilen Secundärsegmentes ist 6—7 mal dichotom getheilt, der eines sterilen aber nur 2 mal. Ein fertiles Endblättchen ist rundlich, mehr als um die Hälfte kürzer wie ein steriles, aber etwas breiter wie dieses. Die fertile Spreite ist in mehrere (bis zu 11) sporangientragende, gezähnte Läppchen getheilt; ein steriles Endblättchen dagegen ist ungetheilt, länglich. Das fertile Endblättchen ist von einem 4 fach dichotom getheilten Nerv durchzogen, wobei jedes Endästchen in fiederiger Anordnung die Sorusnerven trägt; die Nervatur eines sterilen Endblättchens dagegen besteht aus einem Mittelnerv, der in fiederiger Anordnung doppelt gegabelte Seitennerven trägt. Die Gabeläste 1. Ordnung sind beim fertilen Segment 2 mal und die 2. Ordnung 5 mal so lang als die entsprechenden Aeste des sterilen Segmentes.

Fertile Zwischenform (Fig. 10).

Diese sitzen an Gabelästen sechster ev. siebenter Ordnung. Durch ihre rhombische Gestalt nähern sie sich den normal sterilen Blättchen. Durch 1—3 grössere Einschnitte sind sie gelappt; jeder

Lappen trägt mehrere gezähnte Läppchen, die zum Theil zu oberst eine Sporangiumanlage in Gestalt einer zweiflächig zugeschärften Randzelle tragen, die häufig noch von einem ganz rudimentären, mit blossem Auge kaum sichtbaren Indusium umgeben ist. Die an dem normalen Sporophyll nur durch Kerbung angedeuteten Läppchen haben sich hier, ähnlich wie bei einer Mittelform von Cryptogramme crispa vegetativ ausgebildet auf Kosten der nicht zur Entwickelung gekommenen Sori (Fig. 10).

Fig. 10.
Fertile Zwischenform von Lygodium articulatum. Blättchen letzter Ordnung. Viermal vergrössert.

In diese Rubrik liesse sich noch Osmunda Claytoniana und O. cinnamomea stellen, doch habe ich sie, um vielfachen unnöthigen Wiederholungen vorzubeugen, in dem nun folgenden Abschnitt im Anschluss an O. regalis und javanica erwähnt.

Theilung mit Verschmälerung und Verkürzung.

Ophioglossum vulgatum L.

Bei der linealen fertilen Spreite ist die Theilung nur angedeutet durch knotige Segmentirung. Die fertile Spreite wird 0,25 cm breit und 5 cm lang. Die eiförmige sterile Blattspreite dagegen wird bis zu 4 cm breit und bis 15 cm lang. Die fertile Spreite ist ausserdem sehr langgestielt und ziemlich vertical gestellt; die sterile ist kurzgestielt (abgesehen von den beiden Blatttheilen gemeinsamen Stiel) und schief stehend. Die Nervatur des Sporophylls ist sehr stark reducirt und besteht aus zwei medianen Nerven, die mit den medianen durch Quercommisuren in Verbindung stehen. Zwischen je zwei Sporangien, die auch hier als terminal kleinsten Fiederchen aufsitzend angesehen werden können, verläuft gegen den Rand zu noch ein, oben meist noch gegabelter Nervenast. Der sterile Blatttheil dagegen besitzt eine sehr wohl entwickelte Netzmaschennervatur, bestehend aus Primärmaschen, die noch zarte Secundärmäschchen einschliessen. Das Sporophyll ist ohne Schwammparenchym.

Zwischenformen sind bis jetzt von Ophioglossum vulgatum noch nicht bekannt; wohl aber finden sich Missbildungen mit zwei oder dreitheiliger Sporophyllähre; es scheint, dass diese Abnormität durch die Cultur besonders leicht entsteht (cf. auch die von Lürssen beobachteten Vorkommnisse). Auch in dem Münchener botanischen Garten trugen im Sommer 1893 fast alle Exemplare solche Sporo-

phyllähren. Erblich scheint jedoch diese Eigenschaft nicht zu sein, da ich an derartigen Individuen die jugendlichen Sporophylle normal entwickelt fand.

Stenosemia aurita Presl.

Die fertile Spreite ist etwa halb so gross als die sterile. Erstere ist dreifach gefiedert mit linealischen Endblättchen, letztere ist unten doppelt, oben einfach fiederschnittig. Der Sporophyllstiel ist länger als der Blattstiel. Die Sporophyllnervatur ist auf zwei seitliche Nerven reducirt, abgesehen von dem (ev. den) Mittelnerven, der nur hie und da mit ersteren durch Commisuren in Verbindung steht; die Nervatur der sterilen Endlappen dagegen besteht aus zwei Reihen sehr grosser medianer Netzmaschen, von denen noch freie Nerven gegen den Rand hinlaufen. Die Sporangien sitzen den parenchymlosen Endsegmenten sowie den Sporophyllspindeln an und greifen etwas mehr auf die Unter- als auf die Oberseite über. Die Epidermiszellen des Sporophylls sind quadratisch bis polygonal und dann mehr in die Länge gezogen im Vergleich zu den tief buchtigen, sternförmigen Epidermiszellen der Blattunterseite. Bedeutend geringer sind diese Differenzen im Vergleich mit den Epidermiszellen der Blattoberseite; diese sind hier polygonal, mit geraden Zellwänden und mit 3—4 einspringenden fast rechteckigen Winkeln. Die Epidermisunterschiede der Blattober- und Unterseite, sind hier ausnahmsweise sehr gross.

Ganz ähnlich verhält sich Polybotrya acuminata Link; nur ist die Nervatur der sterilen ganzen Secundärsegmente eine doppeltfiederige.

Onoclea sensibilis L.

Eine fertile Primärfieder ist ca. $^1/_7$mal so breit und $^1/_3$ bis $^1/_4$mal so lang als eine sterile. Ferner trägt erstere echte Secundärfiederchen, die rundlich, etwas gelappt, und nach unten zu eingerollt sind; die sterile Primärfieder dagegen ist höchstens bis zur Hälfte fiederig eingeschnitten. Jedes fertile Secundärsegment trägt durchschnittlich einen vier Fiederäste tragenden Nerv; dagegen breitet sich zwischen den Seitennerven der sterilen Primärfieder eine wohl entwickelte Netzmaschennervatur aus.

Trichomanes spicatum Hedw. fils.

Das Sporophyll ist etwa nur $^1/_4$mal so breit als das Laubblatt. Ein fertiles Primärfiederchen besteht aus einem sehr kurzen, rundlichen, parenchymlosen Aestchen, das terminal den becherförmigen Sorus trägt, und nur $^1/_4$mal so lang und $^1/_3$mal so breit ist als ein steriles Fiederchen; dieses ist stets noch mit dem benachbarten an der Basis ver-

schmolzen. Während der Nerv eines fertilen Primärsegmentes sehr kurz und ungetheilt ist, trägt der Mittelnerv eines sterilen Fiederchens in fiederiger Anordnung doppelt dichotome Seitennerven. Eine

fertile Mittelform,

die oben normal sterile und unten normal fertile Primärsegmente trägt, bildet Hooker ab (Tab. 60).

Olfersia Cervina Kunze.

Eine Sporophyllfieder erster Ordnung ist nur $^1/_6$mal so breit und $^2/_3$mal so lang als eine sterile. Erstere ist einfach gefiedert, letztere ungetheilt, länglich. Jedes fertile lineale Secundärsegment wird von einem gefiederten, etwa sechs Aestchen tragenden Nerv durchzogen. Die Seitennerven der sterilen Primärfieder sind nicht oder einmal gegabelt.

Fertile Mittelform.

Die betr. Primärfiedern waren schmal aber mit Blattparenchym und unregelmässig seicht gekerbt. Im unteren Theil befanden sich ein oder wenige freie Läppchen. Die Breite einer Primärfieder kam der einer normal fertilen gleich. Normale Sporangien trugen diese Segmente in eben solcher Zahl wie normal fertile.

Osmunda regalis.

Das doppelt gefiederte Sporophyll, das in seinem unteren Theile von einem normal sterilen Blatt nicht verschieden ist, trägt im oberen Theil fertile Segmente. Diese sind, sowohl erster als zweiter Ordnung, im Durchschnitt gerade halb so lang und breit als entsprechende sterile. Die sterilen Secundärsegmente sind länglich. Ferner sind die fertilen Secundärsegmente noch mit einfachen oder 2—4lappigen sehr kleinen Tertiärsegmenten ausgerüstet. Diese letzteren tragen oben, unten und am Rande die Sporangien. Die einfachen, ein- oder zweimal gegabelten Seitennerven der sterilen Secundärfieder sind an der fertilen sehr in ihrer Anzahl beschränkt. Ihre in die Sporophylläppchen ausgehenden Aeste sind sehr kurz und eine zweimalige Gabelung kommt nicht vor. Die fertilen Segmente sind nur in der Jugend grün, später werden sie dunkelbraun. Ein Parenchym fehlt dem Sporophyll. Die Epidermiszellen dieses sind 2—4mal so gross als die entsprechenden an sterilen Segmenten. Schliesslich sind noch die fertilen Segmente mehr oder weniger aufgerichtet im Vergleich zu den abstehenden sterilen Segmenten.

Entwickelungsgeschichte (Fig. 11).

Auch hier macht sich die Blattumwandlung erst in der äusseren Gliederung geltend. Erst an dem Erscheinen der Tertiärläppchen erkennt man das künftige Sporophyll. Diese Tertiärläppchen, die Träger der Sporangien, entstehen vor Anlage dieser; es wird also der Anstoss zur Umwandlung nicht von den Sporangienanlagen ertheilt, sondern geht von inneren Ursachen aus. Die Entwickelung dieser Läppchen, auf denen ringsum die Sporangien entstehen, zeigt nichts aussergewöhnliches. Fig. 11 stellt einen Längenschnitt eines solchen dar; von der Fläche gesehen, erscheint ein Secundärsegment mit angelegten Tertiärläppchen sehr unregelmässig gekerbt; ein steriles dagegen ist ganzrandig. Eine Gewebedifferenzirung hat zur Zeit der Sporophylläppchenanlage noch nicht stattgefunden, wohl aber ein merkliches Wachsthum in die Dicke. Der Durchmesser der Breite ist höchstens um $^1/_3$ grösser als der Dickendurchmesser. Dagegen ist bei einem äquivalenten sterilen Segment der Breitendurchmesser $1^1/_3$—2 mal so gross als der Dickendurchmesser; auch ist zu dieser Zeit eine Mittelrippe beim Sporophyll noch nicht differenzirt, was aber bei dem sterilen Segment der Fall ist.

Fig. 11. Längenschnitt eines eben angelegten Sporophylläppchens von Osmunda regalis. 152,5mal vergr.

Die Sporangienläppchen der Osmunda haben eine verschieden morphologische Deutung erfahren. Milde schreibt in seiner „Fructification der Osmunden“ diesen echte Sori zu; ebenso Sadebeck (II pag. 326c) und Prantl, der jedoch später seine Ansicht änderte. Dieser Auffassung zufolge müssten die Sporophylläppchen echte Receptakeln sein. Diese werden jedoch von Goebel (VIII pag. 387) als Fiederblättchen gedeutet, wozu sich auch Lürssen (pag. 521) bekennt. Dass die letztere Ansicht die richtige ist, unterliegt jetzt wohl keinem Zweifel mehr, da die Entwickelung dieser „Receptakeln“ mit der eines Blattlappens übereinstimmt. Zudem aber können hier noch die unten angeführten sterilen Mittelformen als Beweis herbeigezogen werden. Es sind eben hier die Läppchen dritter Ordnung auf Kosten der ursprünglich den Sporangien bestimmten Baustoffe zu vegetativer Entwickelung gelangt.

Sterile Mittelformen. Fig. 12 u. 13.

Entweder kann der ganze obere Theil eines Blattes diesen Charakter tragen, oder nur einige Primärfiedern. In der Regel jedoch sind es nur einzelne Secundärfiedern am Grunde fertiler Segmente. Solche

Mittelformen stehen, wie von vornherein zu erwarten ist, an der Grenze des fertilen und sterilen Blatttheiles. — Die leiseste Hinneigung zu Sporophyllen macht sich an sterilen Segmenten im unteren Theile durch auftretende Kerbung geltend, wobei die Einschnitte von unten nach oben an Grösse abnehmen. Die hiedurch entstandenen Läppchen besitzen, je nachdem sie höher oder tiefer stehen, zwei- bis vierfach dichotom getheilte Nerven (cf. auch Milde III, pag. 65) (Fig. 12). Mit fortschreitender Verwandlung schneiden die Cäsuren immer tiefer ein und die Tertiärläppchen nehmen an Grösse zu. Merkwürdig ist, dass die Blattfläche eines solchen Lappens an einer oder zwei Stellen nach oben zu ausgefaltet sein kann. Jede dieser

Fig. 12.

Fig. 13.

Zwei sterile Mittelformen von Osmunda regalis von der Unterseite gesehen. F = Faltenbildung. T = Trichterbildung. Fig. 12 ist 1,2mal, Fig. 13 1,7mal vergrössert.

Fig. 14.

Fertile Mittelform derselben Pflanze. R = rudimentäres Sporanangium. 2,2mal vergrössert. Von unten gesehen.

Falten (F in der Fig. 13) beginnt mit der ersten bis dritten Gabelung eines Seitennerven und hat annährend die Gestalt eines Dreiecks oder Kreisausschnittes, wobei je zwei Seiten in die Richtung zweier Gabeläste fallen. Die gefalteten Blattstücke können noch Gabeläste höherer Ordnung einschliessen und die Gestalt trichterförmiger Taschen annehmen (T in Fig. 13), wobei dann auf der Blattunterseite die gefalteten Ränder etwas miteinander verwachsen.

Fertile Mittelformen. Fig. 14.

Hieher gehört zunächst die O. regalis var. interrupta, die ähnlich wie O. Claytoniana in der Mitte des Blattes fertile Primärsegmente trägt, im übrigen aber normal steril ausgebildet ist (cf. Lürssen pag. 522). Am häufigsten jedoch sind es auch hier Secundärsegmente, die diese Mittelstellung einnehmen, und auch hier an der Grenze des fertilen und sterilen Blatttheiles zu suchen sind.

(Fig. 14.) Solche Secundärsegmente sind stets an dem sporangientragenden (fast stets dem unteren) Theil stark verschmälert und tragen oben meist noch eine vegetative Spreite. Sind nur wenige rudimentäre Sporangien vorhanden, so ist die Ausbildung der Tertiärläppchen ebenfalls eine sehr unvollkommene (Fig. 14); z. Thl. sind sie gar noch nicht, z. Thl. in Form kleiner Zähnchen zu beobachten. Die Sporangien sind bei solchen Formen auf die Unterseite beschränkt. Eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, in der die verwandtschaftlichen Beziehungen mit der Gattung Todea zum Ausdruck gelangen, die nur unterseits Sporangien trägt (cf. auch Prantl I, pag. 86). Eine Art Taschenbildung findet sich auch hier. Doch sind diese Taschen klein (*T* in Fig. 14) und haben ellipsoidische, trogförmige Gestalt. Sie liegen stets zwischen je zwei rudimentären Tertiärläppchen ganz nahe dem Blattrande, auf der Unterseite; die Gabelung der Secundärnerven ist nur hier und da angedeutet. Auch die Gestalt der Epidermiszellen und des Mesophylls nimmt eine Mittelstellung ein. Ist die Zahl der Sporangien an solchen Mittelformen eine geringe, so sind sie meistens rudimentär, seltener normal. Solche sah ich unter anderem auch an einem Segment eines aus dem Himalaya stammenden Exemplars. Das betreffende Secundärsegment war eiförmig, 9 mm lang, am Rande ausgebissen, gezähnt und trug unterseits ziemlich weit vom Rande entfernt acht normale Sporangien, abgesehen von zwei verkümmerten. Die Taschenbildung war nur angedeutet. Mit fortschreitender Umwandlung nimmt die Verschmälerung der Spreite zu, die Tertiärläppchen gelangen mehr und mehr zur Entwickelung, die am Blattrande liegenden Taschen nehmen rinnenförmige Gestalt an, bis sie schliesslich ganz verschwinden und normale Sporangien wandern an Zahl zunehmend von der Unterseite auf den Blattrand und die Oberseite der immer deutlicher sich entwickelnden Tertiärläppchen.

Ausser den schon genannten Mittelformen finden sich noch folgende Fälle. Ein im übrigen normal fertiles Segment kann an der Basis noch ein steriles Blattohr tragen mit oder ohne Sporangienrudimenten; oder ein im übrigen normal steriles Segment ist im unteren Theil auf der einen Seite stark gelappt und auf der anderen mit ein paar sporangientragenden Läppchen versehen. Schliesslich kann ein steriles Segment an einer Stelle mit einer tief bis zur Mittelrippe einspringenden Bucht versehen sein, in deren Grund Sporangien sitzen. Hiermit dürfte noch lange nicht die Reichhaltigkeit ähnlicher Formen erschöpft sein.

Völlig fertile Blätter.

Hieher gehört die O. regalis var. japonica und mitunter finden sich solche Blätter auch bei der O. regalis var. capensis (cf. Lürssen pag. 522).

Wiederholen wir kurz das Gesagte, so lassen sich vier Hauptphasen bei der Umbildung von O. regalis unterscheiden. Die beiden ersten mit Bezug auf vegetative, die beiden letztern mit Bezug auf fertile Ausbildung:

1. Kerbung im unteren Theil steriler Blätter;
2. Lappenbildung an derselben Stelle, verbunden mit Falten und Taschenbildung; mit dem Erscheinen von Sporangien auf der Unterseite findet
3. Verschmälerung und gleichzeitige Verkürzung statt; allmähliche Ausbildung von Tertiärläppchen, Reducirung der Nervatur, Umwandlung des Mesophylls und der Epidermis; nur mehr angedeutete Taschenbildung;
4. beim Auftreten der Sporangien auf dem Rande und der Oberseite der Tertiärläppchen findet normale Ausbildung der letzteren statt; die Taschenbildung verschwindet; das Mesophyll und die Epidermis gestalten sich normal.

Osmunda javanica.

Das einfach gefiederte Sporophyll trägt zum Unterschied von dem Laubblatt im unteren oder mittleren Theile fertile Primärfiedern. Eine solche ist bedeutend kürzer und schmäler (halb so breit) als eine sterile und trägt ausserdem noch Secundärfiedern, die zwei- oder dreilappig sein können. Ein steriles Primärsegment dagegen ist lanzettlich, ganzrandig oder entfernt gekerbt. Die Reduction der Nervatur ist ähnlich wie bei O. regalis. Die Seitennerven der sterilen Primärfieder sind 2—3mal gegabelt; ein Schwammparenchym fehlt.

Fertile Mittelformen

tragen fast ausschliesslich normale Sporangien. Ein dem normal sterilen Segment am nächsten stehendes Blatt trug auf der einen Seite an der Basis drei halbkreisförmige ungetheilte Läppchen, die ebenfalls nur unten Sporangien (rudimentäre und normale) trugen. Derartige ungetheilte, nur unterseits fertile Läppchen können bis zu $^2/_3$ des unteren Theils einer Primärfieder einnehmen. Es findet sich dann zwischen den zwei beiderseitigen Läppchenreihen immer noch ein Spreitentheil von 2 mm oder etwas darüber vor; der obere Segmenttheil ist dabei normal steril. Treten im mittleren Theil einer Fieder

derartige Sporophyllläppchen auf, so ist der untere sterile Spreitentheil bedeutend verschmälert und der obere ziemlich normal entwickelt. Mit zunehmender Zahl der Sporangien treten diese auch hier am Rande und auf der Oberseite der Läppchen auf, die gleichzeitig eine Theilung erfahren und so die Gestalt normaler Sporophyllläppchen annehmen. Nicht selten findet man im unteren oder oberen Theil einer Fieder normale Sporophyllläppchen vor, die nach oben, event. unten zu in ganze nur unterseits fertile Läppchen übergehen. An diese schliesst sich dann ein normal steriler Spreitentheil an. Ist der grössere Theil eines Segmentes fertil, so ist der übrige sterile Spreitentheil stark verschmälert (auf $^1/_4$ der ursprünglichen Breite); Taschenbildung wurde hier nicht beobachtet.

Osmunda Claytoniana L. (= O. interrupta Michaux.)

Hier sind im normalen Falle die mittleren Segmente eines Blattes fertil. Die fertilen Primärsegmente sind bedeutend kürzer als sterile und 2—3 fach gefiedert, während serile nur fiederschnittig sind.

Sterile Mittelform.

Die Primärlappen der betreffenden sterilen Segmente, die den fertilen zunächst stunden, zeigten Folgendes: die Fiederlappen waren gekerbt und mit breiter Basis sitzend, normal sterile Fiederlappen hingegen sind ganzrandig und stets an der Basis deutlich mit einander verschmolzen. Ausserdem fand ich an der Basis einer normal fertilen Primärfieder eine Secundärfieder als ein eiförmiges, ganzrandiges, sehr kurzgestieltes steriles Blättchen ausgebildet.

Fertile Mitteformen.

Nach Hooker's Synopsis filicum finden sich auch Blätter, die im oberen oder unteren Theil fertile Primärsegmente tragen; diese gehören jedenfalls hieher.

Osmunda cinnamomea.

Die Sporophylldifferenzen sind ähnlich wie bei voriger Art; die fertilen Primärsporophylle sind circa halb so lang als sterile. Die Sporangienbildung erstreckt sich hier über ein ganzes Blatt.

Fertile Mittelform.

Die von E. H. Day neuerdings aus Amerika beschriebene var. frondosa ist eine solche; bei ihr sind die untersten und obersten Primärfiedern steril, die mittleren fertil. Sie unterscheiden sich nur durch die zugespitzten Fiedern von O. Claytoniana (ist mir nur aus einem Referat des botanischen Jahresberichtes von Just bekannt). Halb umgewandelte Primärsegmente scheint auch Goebel gesehen zu haben (VIII pag. 112 Anm. 2).

Bei Osmunda gracilis fand ich ebenfalls fertile Mittelformen (halb umgewandelte Endsegmente), doch kann ich auf diese Art nicht näher eingehen, da mir nur ein einziges Exemplar vorlag.

III. Reducirte Theilung.

Es ist hier in vielen Fällen nicht leicht zu erkennen, ob dieser Umwandlungsfactor allein oder in Combination auftritt. Da ohne weiteres einzusehen ist, dass die reducirte Gliederung ohne dies eine Verschmälerung eventuell Verkürzung oder beides zur Folge haben kann. In Verbindung mit starker Verschmälerung findet sich die reducirte Gliederung sicherlich bei Acrostichum quercifolium, und in Verbindung mit Verkürzung ebenso bei Gymnopteris aliena und Onoclea Struthiopteris. Ich habe daher diesen Umwandlungsfactor für sich allein und seine Combinationen im Folgenden nicht strenge auseinander gehalten.

Cryptogramme crispa Bernhd. (Fig. 15—19.)

Das Sporophyll steht in Mitten der wenig übergebogenen sterilen Blätter und zeichnet sich zunächst durch seine mehr verticale Richtung, sowie durch seinen bedeutend längeren Stiel von den sterilen Blättern aus; normal erstreckt sich die Sporangienbildung über ein ganzes 3—4fach gefiedertes Blatt. Ein fertiles Tertiär- event. Quartärfiederchen, dessen beiderseitige Indusien tragende Blattränder nach unten zu eingerollt sind, ist walzenförmig. Klappt man letztere zurück, so erscheint die Sporophyllspreite breit eiförmig (Fig. 19), mit etwas unregelmässig gezähnelten falschen Indusium. Ein steriles Endblättchen (Fig. 15) dagegen ist ebenfalls eiförmig, aber beiderseits 3—4mal tief fiederig eingeschnitten. Die fiederigen Seitennerven des Sporophylls sind zum Unterschied von denen des sterilen Blättchens etwas kürzer und an der Spitze häufig noch ein wenig gegabelt; einem jeden Gabelästchen sitzt terminal ein Sorus auf, der mit den benachbarten frühzeitig zusammenfliesst.

Entwickelungsgeschichte.

Die sterilen und fertilen Blätter halten bis zur Anlage der Tertiärfiedern gleichen Schritt. Bei beiden gehen die Fiedern aus dichotomer Anlage hervor, wobei ähnlich wie bei anderen in dieser Hinsicht schon untersuchten Polypodiaceen (Aspidium z. B.) bald der rechte, bald der linke Blattlappen den anderen zur Seite drängt und den Blattvegetationspunkt darstellt. Bei dem sterilen Blatt kann diese echt dichotome Verzweigung in der Jugend sehr schön verfolgt werden. Beim Sporophyll gelangen an den Endsegmenten noch oben besagte

Fiederläppchen zur Ausbildung, die bei den fertilen Endsegmenten eben noch angelegt werden, aber in Folge der Sorusanlage, die schon frühzeitig unterhalb eines jeden Läppchens emporsprosst, in ihrer Ausbildung gehemmt werden; würde die Sporangienbildung unterbleiben, so würde auch das betreffende Blattläppchen, unter dem der Sorus entsteht, sich vegetativ entwickeln können, wie dies in der That bei den sterilen Mittelformen stattfindet. Am fertigen Sporophyll sind die den Soris entsprechenden Läppchen nur mehr durch seichte Kerbung sichtbar, die durch die feine Zähnelung des Indusiums und durch das Zusammenfliessen der Sori noch unkenntlicher gemacht wird.

Uebergangsformen kommen hier sehr häufig vor; dabei kann ein ganzes Blatt entweder steril ausgebildet sein und dann neben normal sterilen Endsegmenten sterile Mittelformen tragen, die sich auch über ein ganzes Blatt erstrecken können, oder es findet von unten nach oben ein allmählicher Uebergang normal steriler Endsegmente in normal fertile statt.

Sterile Mittelformen (Fig. 16, 17).

Die dem normal sterilen Endsegment noch am nächsten stehen (Fig. 16) sind eiförmig und nur grob gekerbt. Formen, die ebenfalls

Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 15—19. Cryptogramme crispa.

Fig. 15 normal steriles, Fig. 19 normal fertiles Endsegment im aufgerollten Zustand; Fig. 16 u. 17 zwei sterile Mittelformen; Fig. 18 eine fertile Mittelform. Alle Formen von der Unterseite geschen. Alles zweimal vergrössert.

gekerbt sind, keilförmige, längliche Gestalt besitzen, mit häufig nach unten zu schwach eingebogenen Blatträndern, stehen den Sporophyllen schon näher (Fig. 17); sterile Mittelformen mit Indusium sah ich nicht.

Fertile Mittelformen (Fig. 18)

sind ähnlich beschaffen wie die zuletztgeschilderte sterile Mittelform, nur tragen alle Blattläppchen Indusien, die bald mehr, bald weniger oder auch gar nicht mit den benachbarten Indusien in Zusammenhang stehen. In Uebereinstimmung mit der Entwickelungsgeschichte kommt

dann je einem Blattläppchen je 1 Sorus zu, der aus nur verkümmerten Sporangien besteht und nur hie und da ein normales besitzt; mitunter findet man auch umgeschlagene Blattläppchen ohne jegliche Spur von Sporangien.

Onychium auratum Klfss.

Die Sporophylldifferenzen sind ganz ähnlich wie bei voriger Art. Ein fertiles Tertiärfiederchen ist im eingerollten Zustande linealisch zugespitzt; ein äquivalentes steriles Fiederchen dagegen ist einfach oder doppelt fiederschnittig, mit gleichbreiten, abgestutzten Endläppchen. Die 7 bis 13 Paar fiederig angeordneten Seitennerven eines Sporophylls sind mit ihren Enden durch zwei fertile randständige Nerven verbunden; die Nervatur eines sterilen Tertiärfiederchens ist doppelfiederig. Normal erstreckt sich auch hier die Sporangienbildung über ein ganzes Blatt. An einem sonst normal sterilen Blatt waren einige der unteren Primärfiedern halbmetamorphosirt, und zwar wurden sie von unten nach oben zu allmählich fertil.

Sterile Mittelformen,

welche je nach dem die Endsegmente 5. bis 3. Ordnung darstellen, sind länglich lanzettlich, schwach wellig ausgerandet, der Mittelnerv trägt 4—6 fiederige Seitennerven; hie und da ist der Blattrand wenig nach unten zu umgeschlagen. Darneben finden sich noch ähnliche Formen, die entweder nur an einer Stelle oder auch am ganzen Blattrande hin ein falsches Indusium tragen.

Fertile Mittelformen.

Diese tragen fast ausschliesslich normale Sporangien. Hieher gehörige Segmente 5. bis 3. Ordnung zeigen sehr häufig auf der einen Seite noch den Charakter einer sterilen Mittelform mit oder ohne Indusium. Ist nur ein einziges Sporangium auf einer Seite vorhanden, so sitzt dieses einem Fiedernerv auf, wobei ein randständiger Verbindungsnerv noch fehlt. Doch findet sich ein solcher stets vor, wenn die Sporangien zu mehreren auftreten, diese werden, und wenn es auch nur ein vereinzeltes ist, stets von einem falschen Indusium bedeckt.

Bei der den beiden letztgenannten Arten nahe stehenden Pellaea angustifolia Backer (= Cheilanthes Humbold & Bonpland) sah ich ganz ähnliche Mittelformen wie bei Onychium auratum.

Acrostichum quercifolium.

Das Sporophyll ist schmal linealisch, nur $2^1/_2$ mm breit, und trägt an der Basis noch zwei kleine gegenständige lineale Läppchen; das

sterile Blatt hingegen, das eben so lang als das Sporophyll ist, wird bis zu 26 mm breit, und ist eiförmig, buchtig ausgerandet, ähnlich einem Eichenblatte. An der Basis der Spreite finden sich ebenfalls häufig zwei kleine gegenständige Läppchen vor; der Sporophyllstiel wird mehr als doppelt bis viermal so lang als der Blattstiel. Die Sporophyllnervatur ist sehr stark reducirt, auf zwei der Mittelrippe parallele Nerven, die mit den medianen durch kleine Commisuren in Verbindung stehen; das sterile Blatt hingegen besitzt eine sehr wohl entwickelte Netzmaschennervatur. Die grösseren Maschen schliessen noch freie, oft gegabelte Nervenäste ein. Das Parenchym ist reducirt und als assimilirendes Gewebe auf den ausserhalb der fertilen Nerven gelegenen Spreitentheil beschränkt.

Entwickelungsgeschichte.

Die Umwandlung der sterilen Blattanlage zum Sporophyll tritt bei Acr. qu. ziemlich frühzeitig ein. Vor der Gewebedifferenzirung macht sich die Umwandlung zunächst in der äusseren Gliederung geltend; die fertile Spreite gelangt zu nur sehr unvollkommener Entwickelung, wobei jedoch die Spindel bedeutend an Dicke zunimmt. Ein in allen seinen Theilen schon wohl differenzirtes jugendliches Sporophyll lässt noch keine Spur von Sporangienanlagen erkennen. Es ist also auch hier die Metamorphose nicht direct von diesen abhängig.

Fertile Mittelformen

sind so lang als normale Laubblätter, werden aber nur 7—11 mm breit, der Rand trägt einige ganz schwach vorgezogene höckerartige Läppchen; die Dicke der Spindel hält genau die Mitte zwischen den normalen Dimensionen ein; bei allen diesen Zwischenformen ist nur der ausserhalb der fertilen Nerven gelegene Blatttheil zu weiterer vegetativer Entwickelung gelangt. Die Mehrzahl der Sporangien ist normal.

Trichomanes elegans Rudge.

Das Sporophyll ist nur $^1/_5$mal so breit als das Laubblatt, und linealisch ungetheilt, gegenüber dem fast einfach gefiederten Laubblatt, dessen längliche Primärsegmente an der Basis noch mit einander verschmelzen. Die Seitennerven des Sporophylls sind ungetheilt oder einmal gegabelt, wobei jedem Nervenende je ein becherförmiger Sorus aufsitzt; im Gegensatz hiezu trägt der Mittelnerv eines sterilen Fiederblättchens noch vielfach maschenartig anastomosirende Seitennerven. Der Sporophyllstiel erreicht die dreifache Länge des Blattstieles.

Acrostichum flabellatum.

Die ungetheilte, rundliche, an der Basis schwach nierenförmige fertile Spreite ist nur halb so gross als die sterile; diese ist dreieckig oder fast halbkreisförmig und dann noch durch einen tiefen Schlitz in zwei gleich grosse dreieckige Lappen gespalten. Der Sporophyllrand ist sehr deutlich ausgebissen gekerbt. In dieser Kerbung ist auch bei dem ungetheilten Laubblatt eine weitergehende Gliederung noch angedeutet.

Acrostichum alienum Sw.

Die Primärfieder eines Sporophylls ist nur $^1/_2$—$^1/_3$mal so lang und $^1/_3$—$^1/_4$mal so breit als eine entsprechende sterile Fieder; ferner ist die fertile Fieder stumpf und nur seicht ausgerandet, die sterile ist dagegen fast bis zur Hälfte fiederig eingeschnitten und am Rande fein gesägt. Die wohl entwickelte Netzmaschennervatur des Blattes ist bei dem Sporophyll auf wenige, ähnlich beschaffene, aber kleinere Netzmaschen reducirt.

Onoclea Struthiopteris Hoffm.

Das Sporophyll ist straff vertical gestellt, umgeben von den schiefstehenden Laubblättern, die zu einem Trichter zusammengefügt sind. Die fertile Spreite wird nur 40 cm lang und 6 cm breit, die sterile aber 158 cm lang und 15 cm breit. Der Sporophyllstiel erreicht fasst die doppelte Länge des Blattstieles (20 cm : 12 cm), und ist ausserdem bulbös angeschwollen. Eine fertile Fieder ist ferner ganz, mehr emporgerichtet und nur wellig ausgerandet, eine sterile hingegen ist tief fiederspaltig und abstehend, einer jeden Randvorwölbung der Sporophyllfieder entspricht ein Fiederlappen der sterilen Fieder. Die gefiederten Seitennerven der fertilen Primärfieder sind ohne wesentliche Abänderung entsprechend verkürzt; häufig finden sich beim Sporophyll echt dichotome Seitennerven vor. Jedem Nervenaste sitzt je ein Sorus auf, der von einem echten Indusium umhüllt wird; der Blattrand des Sporophylls wird von einem falschen Indusium gebildet.

Sterile Mittelformen.

Blätter, deren sämmtliche Primärfiedern diese Bezeichnung zugleich mit dem ganzen Blatt verdienen, sind äusserst selten; Milde bildet ein solches ab (I Tab. 39). Das ganze Blatt spitzt sich oben plötzlich zu wie ein normal steriles; die Primärfiedern sind ähnlich normal fertilen gestaltet, sie sind ungetheilt und nur seicht wellig ausgerandet, oben stumpf und nicht wie normal sterile, in eine Spitze ausgezogen. Leider begnügt sich Milde mit der blossen Abbildung,

ohne sonstige Mittheilung über Stellung etc.; hieher gehörige Primärfiedern, wie sich solche an halb umgewandelten zum Theil fertilen Blättern vorfinden, sind bei den nun kommenden fertilen Mittelformen erwähnt.

Fertile Mittelformen.

Solche Blätter sind entweder im unteren oder im oberen Theil normal fertil, und werden dann allmählich nach oben oder unten zu steril. Die Sporophyllfiedern gehen in sterile Mittelformen über; auch die Richtung solcher Mittelformen hält in charakteristischer Weise die Mitte zwischen der von Sporophyllen und Laubblättern ein (cf. Goebel VII pag. LXXI). Aehnliches gilt auch für die einzelnen Primärfiedern solcher Blätter; sterile können die Richtung von fertilen annehmen (cf. Milde I Tab. 38 Fig. 71), und umgekehrt (cf. Schkuhr Tab. 105 Fig. *C*). Die untersten sterilen Primärfiedern des von mir näher untersuchten Exemplares zeichneten sich nur durch ihre geringe Grösse wesentlich vor normal sterilen aus; sie waren nur $^1/_4$mal so lang und bedeutend schmäler als diese. Eine etwas höher stehende Primärfieder besitzt Secundärläppchen, die eben so lang als breit sind, aber immer noch, wenigstens in der unteren Hälfte durch tiefe Fiederschnitte von einander getrennt sind (sterile Mittelform). Werden solche Blättchen 2. Ordnung fertil, so sind sie stets von einem halbmondförmig gestalteten, falschen Indusium umsäumt; dabei können diese entweder nur ein einziges Sporangium tragen, oder ein bis wenige Sori, die sich mitunter aus nur 2—3 Sporangien zusammensetzen; gleichwohl findet sich bei diesen ein echtes Indusium vor. Noch höher stehende fertile Primärfiedern sind nur durch die im unteren Theil noch vorhandene Fiederspaltung von normalen verschieden, wie als solche die obersten Primärfiedern ausgebildet sind. Die Sporangien fertiler Mittelformen sind fast ausschliesslich normale.

Wie auch anderweitig, gehören hier bei Onoclea Mittelformen mit in den Entwickelungskreis eines jeden Individuums. Ueber diese interessante Thatsache berichtet uns Milde (I pag. 364 und 365) folgendermassen:

„Stöcke, die zur Entwickelung der Fructification alt genug sind, zeigen nicht gleich die, von den sterilen Wedeln ganz verschieden gebildeten fruchtbaren, sondern gehen erst in die Producirung eigenthümlicher Vorläufer Bildungen ein, welche mehr oder weniger noch den Habitus der sterilen Wedel tragen und nur äusserst kleine Fruchthäufchen zeigen, deren Sporangien gewöhnlich nur eine ausgebildete Spore enthalten. Diese Vorläufer stehen auch nie, wie man es sonst

bei den fructificirenden Wedeln stets beobachtet, in der Mitte des Trichters, sondern sind unter die anderen sterilen Wedel gemischt. Die Fiedern dieser Exemplare sind nämlich nicht zusammengerollt und braun, sondern grün und so breit, oft noch breiter als die der sterilen Wedel, nur am Rande ein wenig umgebogen und nach ihrer Spitze zu breiter werdend, nie fiederlappig, sondern entweder ganzrandig oder gekerbt."

Schliesslich sei noch besonders auf die künstlich erzielten Mittelformen hingewiesen, wie solche Goebel herstellte durch Entfernung der Laubblattanlagen, und zwar zu einer Zeit, wo die Sporophylle schon angelegt waren. Goebel sieht die Ursache dieser Erscheinung in einem Correlationsverhältniss zwischen sterilen und fertilen Blättern. Unmöglich hätte eine Mittelform zu Stande kommen können, wenn nicht die in ihrer Existenz von den Laubblättern abhängigen Sporophylle ebenfalls aus Laubblattanlagen hervorgegangen wären (cf. Goebel IV, pag. LXXI). Die von mir näher untersuchte Mittelform war eine derartige, die Goebel im bot. Garten zu Marburg auf besagte Weise erzielte.

Acrostichum peltatum Sw. (= Rhipidopteris p.)

Die Sporophylldifferenzen sind hier sehr beträchtlich. Die rundliche, ungetheilte fertile Spreite ist um vieles kleiner als die sehr reich gegliederte, sterile, rundliche Spreite. Diese besitzt eine 5—6fach dichotom getheilte Blattfläche mit linealischen, stumpf zugespitzten Endläppchen. Diesen letzteren äquivalent finden sich mitunter kleine unregelmässige Randzähnchen am Sporophyll. Häufig besitzt dieses vorne eine Ausrandung; seltener zu beiden Seiten je eine. Die Nervatur der fertilen Spreite ist sehr stark verkürzt und vierfach dichotom im Vergleich zu der 5—6fach dichotomen des sterilen Blattes. Schliesslich ist noch die Richtung der fertilen Spreite beachtenswerth. Diese ist annähernd horizontal gestellt, die sterile aber schief.

Fertile Mittelform.

Die Blattmediane einer solchen ist 20 mm lang; die Gestalt rhombisch. Die fertile Spreite ist durch mehrere tiefe, bis zur Hälfte des Blattes reichende Einschnitte in 11 Lappen getheilt. Der mediane oberste Lappen ist dreimal dichotom getheilt und am breitesten. Die anderen sind der Mehrzahl nach meist bis zur Hälfte wenigstens einmal in zwei linealische Endläppchen getheilt, von denen das eine oder andere noch einmal gespalten sein kann. Die Beschreibung

dieser höchst ausgezeichneten Mittelform wurde nach einer mir gütigst überlassenen Handzeichnung Goebels gemacht. Das Original befindet sich im Berliner Staatsherbar.

Besondere Fälle der Sporophyllmetamorphose

finden sich bei den Lycopodiaceen, Equisetaceen, Salviniaceen und Marsiliaceen.

1. Lycopodiaceae.

Auch hier fehlt es nicht an Arten, die zwischen Sporophyll und Laubblatt keine Differenzen erkennen lassen; so z. B. Lycopodium Selago; von den heterophyllen Arten sei zunächst genannt

Selaginella spinulosa A. Br.

Das eiförmige Sporophyll ist hier gegen die allgemeine Regel der Metamorphose 4mal so gross als das längliche Laubblatt. Am Rande trägt es mehrere mit blossem Auge erkennbare Zähne, die bei dem Laubblatt entweder gänzlich fehlen oder sich nur in sehr geringer Anzahl vorfinden. Ferner ist das Sporophyll in eine lange Spitze ausgezogen; das Blatt dagegen ist nur zugespitzt. Schliesslich ist das Sporophyll nie so sparrig abstehend wie das sterile Blatt.

Entwickelungsgeschichte. (Fig. 20—22.)

Aehnlich wie bei Lycopodium entstehen auch hier die Blätter als halbkugelförmige Höcker unterhalb des Stammscheitels, die sich aus mehreren hervorgewölbten Oberflächenzellen zusammensetzen. Erst verhältnissmässig spät tritt zwischen Sporophyll und Blattentwickelung ein Unterschied ein. Während jedoch bei Lycopodium das Sporangium eine Neubildung auf der Blattbasis ist, nimmt bei Selaginella spinulosa das Sporangium seine Entstehung aus dem Stammvegetationspunkt, eine zuerst von Goebel (I pag. 697) richtig erkannte Thatsache, die im Widerspruch steht mit den Untersuchungen Strasburger's und Hegelmaier's (I pag. 516). Ich kann hier nur die Resultate Goebel's als richtig bestätigen. Aus den Zellen 1, 2 und 3 in Fig. 20 geht die Sporophyllunterseite hervor. Aus den nach oben zu folgenden Zellen 4 und 5, die ebenfalls schon weiter getheilt sind, geht die Oberseite des Sporophylls hervor. Die stärker hervortretenden Theilungswände sind genetisch älter gegenüber den zarteren Theilungswänden, wesshalb auch entsprechend den ersteren diese Bezifferung gewählt wurde. Die nun folgenden Zellen 6, 7 und 8 sind Abkömmlinge ein und derselben Zelle *S*, und diese ist die Sporangiummutterzelle, aus welcher ein Makro- oder Mikrosporangium sich entwickeln kann. Nur wenig älter als das Stadium in Fig. 20

ist das in Fig. 21 dargestellte. Die sich entsprechenden Zellen sind hier mit denselben Ziffern wie in Fig. 20 bezeichnet; im Stadium von Fig. 22 ist der Blatthöcker schon beträchtlich emporgewölbt und ebenso die Zellen 6—8, die Sporangiumanlage. Diese ist hier bereits in die Axel der Blattanlage gerückt. Es ist also das Sporangium von

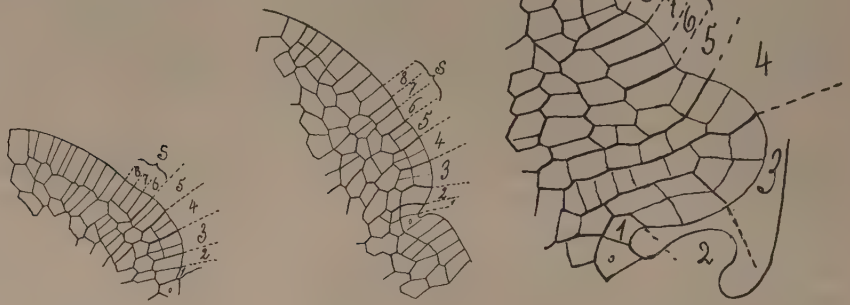


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 20—22. Drei auf einander folgende Entwickelungsstadien der Sporophyll- und Sporangiumanlage von Selaginella spinulosa. Fig. 20 u. 21 sind 230mal und Fig. 22 ist 460mal vergrössert.

Selaginella spinulosa ein Stammgebilde und keine Neubildung auf der Blattbasis wie bei Lycopodium.

Fertile Zwischenformen.

Diese gehören hier stets in den normalen Entwickelungskreis eines jeden Individuums. An einer reifen Pflanze lassen sich stets drei wohl differenzirte Blattregionen unterscheiden. Zu unterst an der Axe stehen die kleinsten, sparrig abstehenden, normal sterilen Blättchen. Weiter nach oben zu folgt die zweite Blattregion, die meist den grössten mittleren Theil der Sprossaxe für sich beansprucht; und diese Region ist es, die aus lauter halbmetamorphosirten Sporophyllen besteht. Diese sind nämlich doppelt so gross wie vegetative und halb so gross wie die normal fertilen Blätter. Ferner stehen sie, was ihre Bezahnung anlangt, ebenfalls in der Mitte zwischen den normalen Ausbildungsarten. Schliesslich aber ist das Vorhandensein von Sporangienanlagen in der Axel solcher Blättchen ausschlaggebend. Diese Sporangienanlagen sind noch recht gut erhalten, wenn die oberste Blattregion der Sporophylle, welche die grössten Blätter an der Sprossaxe sind, schon reife Sporen enthält. Hiermit weise ich auf einen, auch in den neuesten systematischen Handbüchern sich

vorfindenden Irrthum hin, demzufolge die eben beschriebenen fertilen Uebergangsblätter als normal sterile Blätter angesehen werden. Von dem Vorhandensein von Sporangienanlagen kann man sich hier nur auf Längsschnitten überzeugen.

Lycopodium annotinum L.

Die Sporophylle stehen hier in viergliedrigen alternirenden Quirlen, während die Laubblätter in der Regel in einer Spirale an der Stammaxe stehen (cf. Fig. 6). Das eiförmige Sporophyll ist kürzer, aber etwa fünfmal so breit als das lanzettliche Laubblatt. Jenes ist am Rande trockenhäutig und unregelmässig gezähnt; dieses ganzrandig. Ferner ist die Blattbasis des Sporophylls, welche das Sporangium trägt, als ein lamellenartiger Fortsatz am Stamme herablaufend. Dieser lamellöse Fortsatz trägt auf dem Rücken den sich nach unten zu verschmälernden basalen Theil der eigentlichen Spreite (*B* in Fig. 6). Dagegen ist die Blattbasis des sterilen Blattes, das sog. „Blattkissen", mit ziemlich gleicher Breite am Stamme herablaufend und zeigt auch auf dem Querschnitt eine rundliche Gestalt und keine T-förmige wie die Sporophyllbasis. Letztere lässt zwischen sich und der Stammaxe einen Hohlraum *J*, der dem vielmal grösseren von dem Blattkissen eingeschlossenen Hohlraum äquivalent ist. Die Epidermiszellen der Aussenseite des Sporophylls besitzen, auf Querschnitten gesehen, durchweg stark getüpfelte Membranen. Bei dem Laubblatt finden sich an gleicher Stelle nur sporadisch solche Zellen vor. Schliesslich unterscheidet sich das Sporophyll noch durch seine aufrechte Stellung von dem wagerecht abstehenden oder oft noch zurückgebogenen Laubblatte (cf. auch Hegelmaier II).

Entwickelungsgeschichte.

Die Entwickelung der sterilen Blätter ist bereits von Hegelmaier untersucht; die der Sporophylle verläuft anfangs genau ebenso. Beide entstehen durch Emporwölbung von Oberflächenzellen zu einem Zellhöcker, der sich allmählich emporrichtet. Der Querschnitt eines jugendlichen Sporophylls ist vor Anlage des Sporangiums erst oval, und nimmt mit Anlage des letzteren erst rechteckige, dann trapezförmige Gestalt an. Dabei nimmt auch gleichzeitig der trockenhäutige Rand, das indusiumartige Anhängsel als Neubildung auf dem Blattrande seine Entstehung (cf. pag. 47). Die Basis des Sporophylls kommt dadurch zu Stande, dass sich das jugendliche Blatt nach oben und nach unten hin gleich rasch entwickelt, so dass die einzelnen Sporangienanlagen von den Blattbasen der oberen Blätter förmlich

umwachsen werden. Erst später gewinnt mit Abnahme des Wachsthums der Blattbasis jedes Sporangium eine etwas freiere Lage.

Sterile Mittelformen.

Solche Blättchen, die diese Bezeichnung verdienen, finden sich stets am Grunde der Sporophyllähre von L. annotinum in spiraliger Stellung vor. Die den Sporophyllen zunächst stehenden besitzen einen trockenhäutigen, gezähnelten Rand, gleiche Länge mit den Sporophyllen und sind etwas breiter wie die Laubblätter. Die Blattbasis solcher Blätter zeigt mehr die Gestalt des Blattkissens steriler Blätter, ist aber nicht so lang wie dieses. Nach unten zu gehen diese Blättchen in normal sterile über. Die den Sporophyllen zunächst stehenden Blättchen haben die Richtung dieser. Spalten fand ich auf der Innenseite dieser Blättchen nur wenige, aussen entweder 2—3 oder keine.

Fertile Mittelformen

finden sich auch vor, doch sah ich nur eine einzige bei L. annotinum; und diese nur auf dem Längenschnitt. Das verkümmerte Sporangium war doppelt so lang als dick und oben etwas dicker als unten. $^2/_3$ des unteren Theiles bestand aus prosenchymatösen Zellen, die nach oben zu allmählich kürzer und breiter wurden; die obersten waren polygonal oder rundlich. Letztere waren ohne Zweifel Sporenmutterzellen. Die Blattbasis näherte sich der eines Sporophylls. — Bei L. clavatum werden Zwischenformen von Lürssen erwähnt (pag. 822) und zwar von einer proliferirenden Form (monstr. prolifera), wo es heisst, dass die Sporophylle allmählich in die Blätter der gipfelständigen Laubsprosse übergingen. Aehnlich scheint es sich mit einer proliferirenden Form des L. annotinum zu verhalten, die Milde abbildet (I Tab. 31). Auf die analogen Fälle von Equiseten sei hier noch verwiesen.

Rückschlagsbildungen.

Solche sind bis jetzt nur von dem L. Chamaecyparissus A. Br. (forma frondescens Milde I, tab. I, fig. 1—6) bekannt. Ich selbst hatte Gelegenheit, diese Form genauer zu untersuchen. Die betr. Blättchen standen wie normale Sporophylle in zweigliedrigen, decussirten Quirlen; nur durch ihre geringe Grösse (halb so gross) waren sie von normalen Laubblättern verschieden.

In solchen sterilen Aehren findet man bisweilen einige sporangientragende Blättchen, oder es ist auch der ganze untere Theil einer solchen Aehre fertil. Diese fertilen Mittelformen sind hier nur halb so gross als normale Sporophylle, sonst aber von diesen kaum ver-

schieden (cf. auch Lürssen pag. 827). — An Stelle von Sporophyllähren finden sich mitunter normale sterile Aeste vor an derselben Art.

Lycopodium inundatum L. (Tab. V, Fig. 1—3.)

Verhält sich in seinen Sporophylldifferenzen ähnlich wie L. annotinum. Das eiförmige zugespitzte Sporophyll ist häufig etwas länger und mehrmals breiter als das sterile lanzettliche Blatt. Der Sporophyllrand trägt beiderseits mehrere kräftige Zähne; der Blattrand aber nicht. Die Unterschiede zwischen der herablaufenden Sporophyll- und Blattbasis sind ganz ähnlich wie bei L. annotinum; nur setzt sich bei L. inundat. die Sporophyllbasis mit gleichbleibender Dicke nach unten zu fort. Das Sporophyll besitzt ferner zwei gesonderte Schleimgänge S und S_1; einen in dem freien Spreitentheil, den anderen in seiner Basis. Bei dem Blatt dagegen setzt sich der im Querschnitt rund erscheinende Schleimkanal der freien Spreite direct in den gleichgestalteten der Basis fort. Bei dem Sporophyll ist der Schleimkanal des freien Spreitentheiles von dem der Basis durch eine dünne Lamelle (L Fig. 1) getrennt. Der basale Schleimkanal S_1 (cf. Fig. 3) zieht sich an den Flanken der Sporophyllbasis mit seinen nach Aussen zu gelegenen Partien hinab und vereinigt sich im untersten Theil der Basis (Fig. 2). Zwischen den beiden seitlichen Theilen des basalen Schleimganges zieht sich nun bis zu deren Vereinigungsstelle der obere Schleimkanal s herab. Eine besondere Eigenthümlichkeit (Fig. 3) ist der Zusammenhang von je fünf basalen Schleimsäcken ein und desselben fünfgliedrigen Sporophyllquirles, so dass an der Basis eines jeden Wirtels im Stamm ein centrales cylindrisches Stück desselben von Schleim rings umhüllt wird und gegen denselben durch zerrissene Parenchymzellen abgegrenzt wird.

Fig. 1 stellt einen Längenschnitt durch drei in einer verticalen an der Sprossaxe stehende Sporophylle dar. Die Pfeile II und III zeigen die Richtung der Querschnitte bezw. von Fig. 2 und 3 an und ebenso zeigt Pfeil I in Fig. 2 und 3 die Richtung vom Längenschnitt 1 an. Die mit den Sporophyllen Sp alternirenden Sporophylle sind in Fig. 2 in ihrem untersten Theil des basalen Schleimganges getroffen und in Fig. 3 in einem etwas höheren Theil des gleichen Schleimganges. G = Gefässbündel. Sp = Sporophyll. Alle Figuren sind 18mal vergrössert.

Biologische Bedeutung der Schleimmassen.

Bruchmann deutet die in dem Stamm von Lycopodium vorkommenden Schleimanhäufungen als einen Schutzapparat gegen Aus-

trocknung der Pflanze (pag. 550). Ich bin geneigt, diese Deutung auf die Blätter und vor allen Dingen auf die in den Sporophyllen befindlichen Schleimmassen auszudehnen. Diese scheinen hier um so nöthiger zu sein, da wir hier die seitlichen flügelartigen Anhängsel der Sporophylle vermissen, die sparrig abstehend sind, so dass es zu keiner dachziegelförmigen Deckung kommt, wenn auch letztere in der Jugend vorhanden ist, so lange diese Schleimmassen noch nicht entwickelt sind. Der eine bestimmte Menge absorbirten Wassers festhaltende Schleim wird die Pflanze, deren Existenz mit an das Wasser geknüpft ist, eher vor dem Untergange bewahren können als wasserhaltiges Parenchym.

2. Equisetaceae.

E. Telmateja Ehrhdt.

Das Sporophyll ist durch seine geringe Länge, durch seine gestielte schildförmige Spreite ganz wesentlich vor dem 6mal so langen, mit breiter Basis sitzenden, lanzettlichen, sterilen Blatt ausgezeichnet. Die fertilen Blätter ein und desselben Quirles sind frei; die sterilen aber sind in jedem Quirl zu einer sog. „Stengelscheide“ verwachsen. Das Sporophyllschildchen besitzt eine centrale, nabelförmige, oft etwas hexagonale Vertiefung an seiner Aussenseite. Als äquivalentes Gebilde durchzieht das Blatt an der Aussenseite eine mediane „Carinalfurche“. Der Sporophyllnerv theilt sich in mehrere übergebogene sporangientragende Aeste, der Blattnerv dagegen ist ungetheilt. Das Sporophyll ist chlorophylllos (nur in der Jugend ist die Epidermis chlorophyllführend), das Blatt aber besitzt eine aus wenigen Lagen parenchymatischer Zellen bestehende Schichte, die ganz mit Chlorophyll angefüllt ist. Die polygonalen, geradwandigen Epidermiszellen des Sporophylls enthalten regellos eingestreute Spaltöffnungen, im Vergleich zu den langgestreckten, rechteckigen Epidermiszellen des sterilen Blattes, die gewundene Membranen besitzen und in Reihen hintereinanderliegende Spaltöffnungen. Schliesslich steht das Sporophyll senkrecht zur Sprossaxe, das Blatt aber bildet einen sehr spitzen Winkel mit ihr.

Entwickelungsgeschichte des sterilen Blattes von Equisetum. (Fig. 23—26 incl.)

Die Anlage des sterilen Blattes von E. Telmateja entsteht dicht unterhalb des Vegetationspunktes durch Emporwölbung von in runder Summe 28—36 Oberflächenzellen (cf. Fig. 23 und 24). Eine jede

solche höckerförmige Emporwölbung besteht im Längenschnitt aus 6—7 Zellen, und zwar geschah die Emporwölbung excentrisch. Der Höcker besitzt seine stärkste Convexität bei der mit einem † bezeichneten Zelle. Diese und ihre Nachbarzelle *A* werden allein zum Aufbau des Blattes verwendet. Aus den Zellen *E* und E_1, von denen erstere infolge ihrer Grösse stets den besten Anhaltspunkt für die

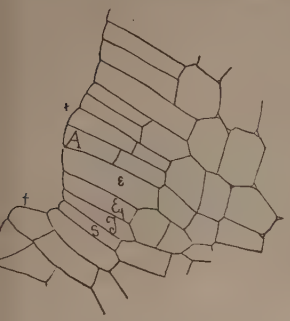


Fig. 23.

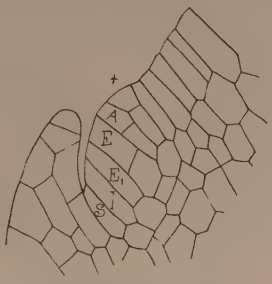


Fig. 24.

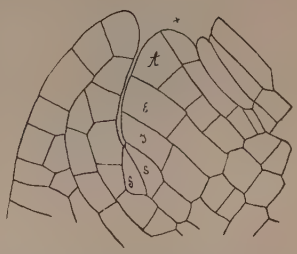


Fig. 25.

Fig. 23—25. Drei aufeinander folgende Entwickelungsstadien des sterilen Blattes von Equisetum Telmateja. Aus *A* und der mit † bezeichneten Zelle entsteht das Blatt selbst. *E* und E_1 = Internodiumzellen. *I* = Basalzelle des Internodiums. *S* = Axelzelle. Alles 152,5mal vergrössert.

Orientirung der Zellanordnung liefert, geht die Rindenschichte des Sprossinternodiums hervor. Ich will sie daher „Internodiumszellen" heissen. Aus *J* geht die Basis des Internodiums hervor „Basalzelle". Die „Axelzelle" *S*, die in der Axel der nächst tieferen Blattanlage sitzt, liefert unter Umständen eine Astscheitelzelle, die dann durch ihre starke Emporwölbung der Aussenseite sich auszeichnet. Die Anzahl dieser ist unter den Axelzellen ein und derselben Aequatorialebene an der Sprossaxe natürlich eine ganz bestimmte, die der Anzahl der später erscheinenden Aeste entspricht. In der Weiterentwickelung hebt sich der Blatthöcker immer mehr aus dem Niveau der Stammoberfläche heraus (Fig. 25), wobei die ursprünglich centrifugale Wachsthumsrichtung allmählich in eine negetativ geotropische übergeht. Die beiden, das Blatt aufbauenden Zellreihen wachsen dabei am stärksten. Hat sich einmal die Blattanlage emporgerichtet, so wird das Wachsthum der obersten Zellreihe durch dem Stamme abwechselnd zu- und abgekehrte Zellwände vermittelt, die zum Theil rechtwinkelig zu einander stehen (Fig. 26). Gleichzeitig tritt in den Internodiumszellen ein lebhaftes Wachsthum ein. Diese äussert sich, nach Bildung weniger radialer Wände, in denen die Streckung des Internodiums

zum Ausdruck gelangt, vorwiegend in dem Auftreten tangentialer Zellwände. Die Basal- und Axelzellen bleiben in der Entwickelung am weitesten zurück. Sie halten im Wesentlichen nur gleichen Schritt mit dem peripheren Dickenwachsthum des Stammes, so dass fast nur

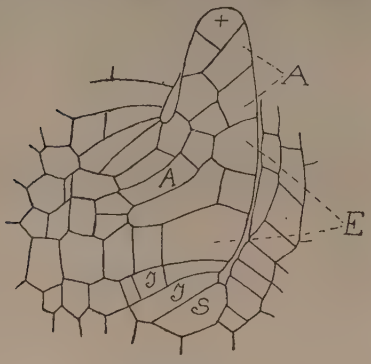


Fig. 26.
Eine etwas ältere Blattanlage von Equisetum Telmateja. Die Bezeichnung ist die gleiche wie bei den vorigen Figuren.

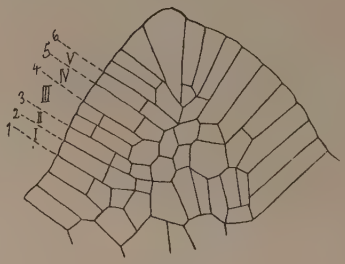


Fig. 27.
Erste Anlage des Sporophylls von Equisetum Telmateja. Die mit III bezeichneten Zellen werden sich seiner Zeit am stärksten emporwölben. 152,5mal vergrössert.

tangentiale Zellwände erscheinen. Auf die Entwickelung der Axelzelle als Astscheitelzelle kann hier nicht näher eingegangen werden.

Entwickelungsgeschichte des Sporophylls bei Equisetum (Fig. 27—29).

Die Entwickelung des Sporophylls ist nur in der allerfrühesten Jugend von der des sterilen Blattes nicht verschieden. Die Sporophyllanlage besteht ebenfalls aus einem emporgewölbten Zellhöcker. Bei E. Telmateja besteht der Sporophyllhöcker aus in runder Summe 20 Zellen und im Längenschnitt betrachtet aus fünf; bei E. arvense besteht der Sporophyllhöcker aus rund 20—36 Oberflächenzellen und im Längenschnitt aus 5—7 (cf. Fig. 27—29). Die Art und Weise jedoch der Emporwölbung führt bei dem Sporophyllhöcker schon sehr frühzeitig eine Verschiedenheit in der Entwickelung und äusseren Gestaltung herbei. Die Emporwölbung geschieht nämlich bei dem Sporophyllhöcker central, er besitzt demnach die Gestalt eines Kugelsegmentes und ist allseitig gleichmässig ausgebildet, während der Blatthöcker sich frühzeitig nach einer Richtung hin ausbildete. Das Wachsthum ist daher bei dem Sporophyllhöcker in den mittleren Zellreihen (III in Fig. 27 und III und IV in Fig. 28) am stärksten. Die

Sporophyllanlage wächst ferner im Gegensatz zur Blattanlage mit geschichtetem Bau weiter und, während bei dem Blatt nur ein Theil der Blattanlage sich am Aufbau des Blattes selbst betheiligt, werden beim Sporophyll sämmtliche Zellen der Anlage zur Ausbildung des Sporophylls verwendet, abgesehen also von den zwei obersten Zell-

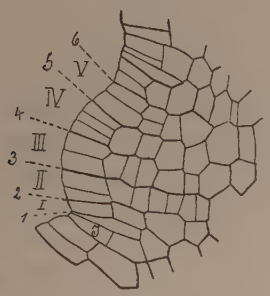


Fig. 28.

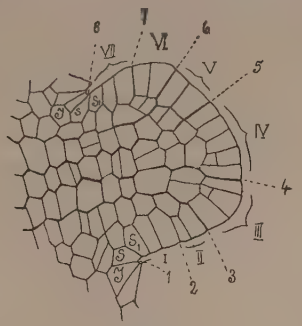


Fig. 29.

Fig. 28 und 29. Zwei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien der Sporophyllanlage von Equisetum arvense. In Fig. 29 besitzen die mit IV und V bezeichneten Zellen das stärkste Wachsthum. 152,5mal vergrössert.

reihen des Sporophylls helfen noch die Homologen der Internodiums- und Basalzellen das Sporophyll mit aufbauen. Die Entwickelung des Sporophylls von E. limosum (cf. Goebel I p. 550 f.) weicht in keinem wesentlichen Punkte von der des E. arvense und Telmateja ab. Als homologes Gebilde der Axelzelle des sterilen Sprosses finden sich zwischen den Sporophyllanlagen eine im Längenschnitt keilförmig erscheinende Zelle *J* vor (in Fig. 28 und 29). Aus dieser Zelle allein geht die periphere Rindenschichte des Sprossinternodiums der Sporophyllähre hervor. Es gehört also die Internodiumszelle des fertilen Sprosses nicht der Blattanlage an. Aus den nebenan liegenden, mit *S* und S_1 bezeichneten Zellen entsteht der Stiel des Sporophylls. Nach Kenntnissnahme von Blatt- und Sporophyllentwickelung finden wir, wie die Umwandlung auch hier in einer Nichtausbildung vegetativer Theile besteht, die als solche ausgebildet der sterile Spross und der sterile Sprosstheil des fertilen Sprosses besitzt. Es liegt also auch hier das Wesen der Umwandlung in einer Hemmung der ursprünglichen Blattanlage. Der Zweck dieser Hemmung ist auch hier, die später zur Anlage und Entwickelung gelangenden Sporangien auf Kosten vegetativer Substanz zu ernähren. Es äussert sich nun, um das Gesagte kurz zu wiederholen, bei Equisetum dieser Umwandlungsprocess in einer doppelten Hemmungserscheinung:

1. Gelangt die fertile Spreite zu nur sehr geringer Entwickelung, indem an dieser die Ausbildung keilförmiger Randzellen unterbleibt, die im Stande wären, eine dauernd assimilationsfähige Blattfläche zu erzeugen, wie eine solche das sterile Blatt besitzt.
2. Die den Basal- und Internodiumszellen der sterilen Blattanlage homologen Zellen der Sporophyllanlage verbleiben im Verbande mit dieser und helfen dieselbe aufbauen; dadurch ist aber die Ausbildung eines lange gestreckten Internodiums, wie es sich an den sterilen Sprosstheilen vorfindet, unmöglich gemacht; die für die Ausbildung eines vegetativen Sprossinternodiums nöthigen Stoffe werden somit nur für die Entwickelung der Sporangien verwendet. Die Folge dieses Processes ist, dass nunmehr andere Zellen der fertilen Sprosstheile mit der Internodiumsbildung betraut werden müssen, und dies sind die Axelzellen der Sporophyllähre, die allerdings nur ein schwach entwickeltes, nicht assimilationsfähiges Internodium zu erzeugen im Stande sind.

Fertile Mittelformen (Tab. V. Fig. 4—6.)

Den allmähligen Uebergang der Sporophylle in Laubblätter studirte ich an E. Telmateja Ehrh. var. serotinum forma prolifera Milde. Das betreffende Exemplar (gesammelt von O. Sendtner 23. VI. 1848 im Längenthal an der Benediktenwand in den bayerischen Alpen) hatte im unteren Theil das Aussehen eines normal fertilen Sprosses, der oben eine Sporophyllähre trug; die Sporophylle dieser gingen nach oben in sterile Blätter über. Die Aehre war von einem, 12 normale Astwirtel tragenden Spross durchwachsen.

Die vier unteren Quirle der Aehre bestunden aus normalen Sporophyllen; die Sporophylle des 5. Quirles waren schon nicht mehr normal gebaut. Die Sporangien eines Schildchens sind zum Theil bedeutend kleiner als normale; hie und da ist eines ganz in den unterseitigen Rand des Schildchens eingesenkt. Dieses ist bei den meisten unregelmässig gestaltet, häufig annähernd dreieckig und geht dann nach oben zu in ein kleines Spitzchen aus; entstanden ist ein derartiges Blättchen dadurch, dass nicht alle vegetative den Sporangien zur Verfügung stehende Substanz verbraucht wurde. Es konnte eben noch eine vegetative Spreite angelegt werden, die aber eine schon sehr frühzeitige Hemmung erfahren hat, wie auch die noch ziemlich normal gestalteten Sporangien beweisen. Der Sporophyllstiel bildet hier weder mit der Sprossaxe noch mit dem Schildchen einen rechten Winkel.

Die Sporophylle der sechsten Reihe sind zum Theil frei, zum Theil paarweise mit einander verwachsen; eines der erstgenannten stellt Tab. V Fig. 4 dar. Sämmtliche fünf Sporangien sind bedeutend kleiner als normale; die zwei kleinsten sind dem Blattrande, etwas nach unten zugekehrt, eingesenkt, die drei anderen hängen herab. Infolge dieser nur unvollkommenen Sporangienentwickelung war es möglich, dass dieses Sporophyll noch ein gutes Stück einer vegetativen Spreite an sich zur Entwickelung gelangen lassen konnte. Die Hemmung der an dem Sporophyll sich entwickelnden sterilen Spreite trat daher auch bedeutend später ein, als dies bei dem zuletzt beschriebenen Uebergangsblättchen der Fall war. Der sterile Spreitentheil, den dieses Blättchen am Schilde oben trägt, besteht aus einem langen, massiven, auf dem Querschnitt dreiseitig erscheinenden Fortsatz, der von einem Nerv durchzogen wird, und dessen oberstes Spitzchen abgeflacht und gezähnt ist. Der Sporophyllstiel bildet hier ebenfalls einen spitzen Winkel mit dem Schildchen. Die Epidermis der Innenseite ist die eines normalen Sporophylls auf dem sporangientragenden Theil und geht nach oben zu in die Epidermis des Fortsatzes über, die von der eines normal sterilen Blattes nicht wesentlich verschieden ist; merkwürdiger Weise trägt die Aussenseite keine, die Innenseite acht Spaltöffnungen, von denen je vier und je drei reihenweise angeordnet sind.

Je weiter natürlich die Sporangien in der Entwickelung zurückbleiben, um so mehr kann sich das betreffende Blättchen vegetativ ausbilden und um so näher wird dieses dem normalen Laubblatt zu stehen kommen. Tab. V Fig. 5 stellt zwei verwachsene Blättchen der sechsten Sporophyllreihe dar. Die Sporangien sind hier alle sehr klein und geschlossen, zwei von ihnen sind der Oberseite des Schildchens genähert und schimmern nur durch; das kleinere Blättchen trägt nur ein einziges zu oberst stehendes, ganz rudimentäres Sporangium. Diese weit in der Entwickelung zurückgebliebenen Sporangien ermöglichten eine um so bessere Ausbildung einer vegetativen Spreite; das Blättchen besitzt eine Länge von 13 mm, das vorhergehende hatte eine solche von 9 mm und ein ähnliches Blättchen der fünften Reihe war nur 5 mm lang. Ein Sporophyllstiel ist hier gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt; etwas oberhalb der Basis sitzt auf der Innenseite des einen Blättchens in Gestalt einer polsterförmigen Verdickung das sehr entstellte Schildchen, das die Sporangien trägt, auf. In die eine, grössere Blattspitze läuft dieses Schildchen noch als ein massiver, gratförmiger Rücken aus.

Die Blättchen des siebenten Wirtels haben schon fast ganz das Aussehen normal steriler, nur sind sie zum Theil noch in ungleicher Höhe mit einander verwachsen, und nur an einigen Stellen finden sich Unterbrechungen der Blattscheide, wo dann stets noch ein fertiles Blättchen zu finden ist. Tab. V Fig. 6 stellt ein solches dar; das rudimentäre Schildchen stellt auch hier eine in die Blattspitze auslaufende, und auf die Ober- und Unterseite übergreifende, polsterförmige Verdickung dar, die drei, theilweise eingesenkte Sporangien an ihrem basalen Theile trägt; das dritte Sporangium schimmert nur durch. Ueber das Zustandekommen dieses Blättchens, das dem normal sterilen schon sehr nahe steht, brauche ich jetzt kein Wort mehr zu verlieren. (Fig. 4—6 sind 7,5 mal vergrössert.)

Aus allen diesen Mittelformen geht hervor, dass etwa $^1/_4$ des unteren Theiles der verwachsenen Blätter dem Sporophyllstiel äquivalent ist, und dass die übrigen $^3/_4$ des Blattes dem Schildchen entsprechen; den freien Scheidenzahn als dem Schildchen, und den verwachsenen Blatttheil als dem Sporophyllstiel identisch aufzufassen, scheint mir unbegründet zu sein (cf. im Gegensatz hiezu Lürssen p. 631).

In der Litteratur finden sich verhältnissmässig nur wenige Notizen über die Uebergangsformen steriler in fertile Equisetenblätter.

Von E. Telmateja sind noch drei Fälle mit ähnlichen Zwischenformen erwähnt: nämlich von Milde bei E. T. var. serotinum (V pag. 591 Tab. 55 Fig. 23—38); leider sind Milde's Abbildungen sehr klein und schematisch. Bei E. T. monstr. polystachyum proliferum (Milde I pag. 429) und bei Ridley und Fawcelt (pag. 246) findet sich ebenfals ein proliferirendes Exemplar von E. T. mit Uebergangsformen aus Amerika beschrieben. Bei anderen Equiseten scheinen derartige Mittelformen seltener zu sein; Sturm hat solche noch bei E. pratense (Flora 1849 pag. 493) beobachtet und Milde bei E. arvense var. serotinum (a. a. O.), bei E. arvense, campestre Schultz, E. inundatum, E. limosum (V pag. 571, 584 und 602).

Sterile Mittelformen.

Hieher gehört in erster Linie der Annulus; ein oder zwei solcher Ringe finden sich in Gestalt einer niedrigen Scheide bei jedem fertilen Spross am Grunde der Sporophyllähre im normalen Zustande vor; dass der Annulus wirklich eine Mittelform ist, beweist, abgesehen von seiner äusseren Gestalt und seiner Stellung, die Thatsache, dass er bald einen Rückschlag, bald eine progressive Metamorphose erleiden kann; das erstere hat bis jetzt nur Milde beobachtet (IV pag. 161). Dabei war der halbe Ring als Stengelscheide ausgebildet; die letztere

Erscheinung beobachtete ich selbst an E. limosum var. Linneanum (von Möhrendorf bei Erlangen) und an E. Telmateja (von der Ehrenbürg bei Forchheim). In beiden Fällen bestand der Annulus aus freien, ganz oder theilweise verwachsenen fertilen Mittelformen, die zwar keine sterile Blattspitze trugen, aber durch das gänzliche Fehlen eines Sporophyllstieles, sowie durch die nur rudimentären Sporangien, die der Innenseite ansassen, ausgezeichnet waren. Auch bei noch anderen Arten wurde ähnliches beobachtet. Der Annulus stellt ebenfalls eine Hemmungsbildung dar; die Hemmung trat ein bald nach Emporrichtung der Anlage des Annulus, die sich ähnlich einer sterilen Blattanlage zu entwickeln begonnen hatte. Die Ursache der Hemmung ist in den dem Annulus benachbarten, zur Entwickelung gelangten Sporophyllen zu suchen. Ferner gehört hieher der E. Telmateja monstr. comosa Milde (V pag. 590 Tab. 55); bei dieser trägt der fertile Spross einen sporangientragenden Ring, „auf den sechs Wirtel blattartiger Zähne folgten, die jedoch bis zum Grunde getrennt, nur bisweilen zu zwei mit einander verwachsen waren; der obere Theil der Aehre war regelmässig ausgebildet". Aehnlich verhält es sich mit den im oberen Theil, schopfigen Aehren von E. arvense f. campestre Schultz, E. inundatum, E. limosum (Milde V pag. 571, 584, 602).

Rückschlagsbildungen.

Diese entstehen, wenn die Anlage von Sporangien an der ursprünglichen Sporophyllanlage unterbleibt; dem zufolge können sich die Sporophyllanlagen vegetativ ausbilden und werden zu normal sterilen Blättern. Hieher gehört E. pratense Ehrh. monstr. annulatum Milde (I pag. 443 Tab. 35 Fig. 40), und E. arvense var. serotinum (I pag. 423). Erstere trug an Stelle der Sporophylle normal sterile Blattquirle, während der Annulus fertil war, und letztere trug ebenfalls sterile Quirle, die mit fertilen Uebergangsformen vermengt waren.

3. Salviniaceae.

Salvinia natans Willd.

Das Wasserblatt der Salvinia, das hier allein in Betracht kommt, ist kurz gestielt und trägt eine in 8—12 oder mehr feine, lange, drehrunde Blattzipfel aufgelöste Spreite. Der fertige Zustand dieser Blattzipfel gestattet keinen Einblick mehr in die Anordnung dieser; zwischen ihnen hängen an einem „Pseudopodium" zu einem Knäuel zusammengedrängt die Fruchtkapseln herab, deren Stiele nach Art eines wickelförmigen Sympodiums verzweigt zu sein scheinen. Die Metamorphose erstreckt sich hier nur auf die Blattzipfel; somit ist

jede Fruchtkapsel ein umgewandelter Blattzipfel. Dieser ist dem Receptakulum äquivalent, abgesehen also von der eigentlichen Kapsel, dem Indusium. Der Umwandlungsprocess hat sich somit bei Salvinia in einer sehr starken Verkürzung des Wasserblattzipfels geäussert. Der entwickelungsgeschichtliche Beweis der thatsächlich stattfindenden Metamorphose fehlte bis jetzt.

Entwickelungsgeschichte der vegetativen Blatttheile (Fig. 30—32).

Das Wasserblatt entsteht (cf. auch Pringsheim) durch Auftreten einer Scheitelzelle in einer ventral gelagerten Segmentzelle des Sprossvegetationskegels. Die Scheitelzelle ist von oben gesehen ellip-

Fig. 30.
Längenschnitt durch die Anlage eines Wasserblattes von Salvinia natans. 345mal vergrössert.

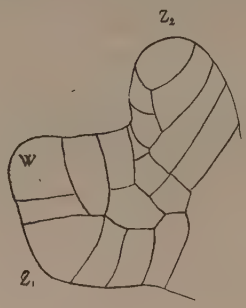


Fig. 31.
Oberer Theil eines jungen Wasserblattes von Salvinia natans. 345mal vergrössert.

tisch und wird von zwei ebenen, sich spitzwinklig schneidenden, und einer krummen Fläche begrenzt. In dieser Scheitelzelle treten (Fig. 30) abwechselnd convergirende Theilungswände auf. Nachdem eine Anzahl von Segmenten gebildet ist, entstehen in den nun folgenden Segmenten die Anlagen der Blattzipfel, und zwar in acropetaler Reihenfolge. Fig. 31 stellt den oberen Theil eines jugendlichen Wasserblattes dar; bei *W* liegt der Vegetationspunkt des Blattes. Z_1 ist die erste Anlage eines Wasserblattzipfels, Z_2 eine etwas ältere Blattzipfelanlage in halb seitlicher Ansicht. Diese Anlagen wachsen nach oben zu heraus, ähnlich wie die fertilen Blattfiedern einer Schizaea, so dass also ihre Längsaxe mit derjenigen der eigentlichen Blattspreite, aus der die Lacinien ihre Entstehung nahmen, nicht in ein und dieselbe Ebene zu liegen kommen; die Entwickelung eines solchen Blattzipfels ist ganz ähnlich der des Blattes selbst (Fig. 32). Das Wachsthum wird hier durch annähernd rechtwinkelig zu einander stehende, ab-

wechselnd convergirende Zellwände vermittelt; kurz nach Bildung eines Segmentes, das etwa die Gestalt einer halbirten Scheibe hat, tritt in diesem eine radiale Theilungswand auf, welche das neugebildete Segment in zwei gleiche Theile zerlegt, und mit der Papierfläche in ein und dieselbe Ebene zu liegen käme. Häufig tritt (Fig. 32) eine Verzweigung der Blattzipfel, aber nur im unteren Theile, ein. Die Verzweigung entsteht ähnlich wie die Bildung eines Blattzipfels auf der ursprünglichen Blattspreite.

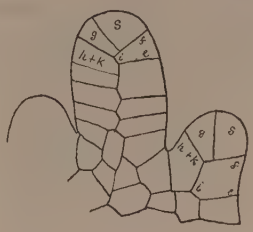


Fig. 32.
Längenschnitt durch einen jugendlichen, beiderseits der Basis sich verzweigenden Wasserblattzipfel von Salvinia natans. Die eingetragenen Buchstaben beziehen sich auf äquivalente Theile der metamorphosirten Blattzipfelanlage. 345mal vergrössert.

Entwickelungsgeschichte der Salviniakapsel. (Fig. 33—38 incl.)

Sind an einem Sporophyll einmal 8—12 oder mehr Blattzipfel zur Anlage gekommen, so werden die nun folgenden Blattzipfelanlagen zu Fruchtkapseln metamorphosirt. Der Einfachheit wegen sei die Entwickelung einer Kapsel zunächst an einem Schema (Fig. 33) erläutert. Die Umwandlung tritt bei Salvinia schon sehr frühzeitig ein; nach Bildung von nur wenigen Segmenten beginnt die Metamorphose, in dem zweitletzten Segment mit dem Auftreten der tangentialen Zellwand *FD*. Die hiedurch entstandene, in allen Figuren mit *i* bezeichnete Schichtzelle hat etwa centrale Lage. Von nun an nimmt die Wachsthumsgeschwindigkeit in der Richtung der Längsaxe der Kapselanlage bedeutend ab; die Blattanlage beginnt sich zu verdicken, indem das, später die doppeltwandige Kapsel darstellende Indusium, äquatorial an der Blattanlage als Neubildung entsteht. Die Indusiumanlage hat stets die Gestalt einer peripher verlaufenden Verdickung. Sie nimmt stets nur auf der einen Seite der Blattanlage ihre Entstehung; es setzen sich dabei in den betreffenden Segmenten schräg an die

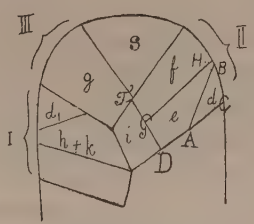


Fig. 33.
Schema für den Zelltheilungsprocess bei der Metamorphose der Kapselanlage von Salvinia; mit *I—III* sind drei auf einander folgende Segmente bezeichnet, von denen *III* das letztgebildete ist. *i* = Centralzelle. *d* ev. d_1 = Indusiumanlage. *S* = Scheitelzelle.

jeweiligen radialen Scheidewände neue Zellwände an; diese führen zur Bildung von im Längenschnitt dreiseitig erscheinenden Zellen *d* event. d_1. Eine solche Zelle findet man infolge der einseitigen Indusiumanlage bei ganz jugendlichen Kapselanlagen daher auch

Fig. 34a. Fig. 34b.

Eine eben angelegte Kapsel von Salvinia natans bei doppelter Tubuseinstellung. Fig. *b* stellt die Medianebene dar. Bezeichnung der einzelnen Zellen wie oben. 345mal vergrössert.

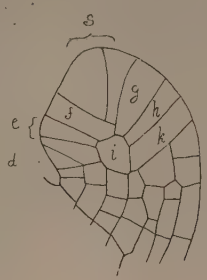


Fig. 35.

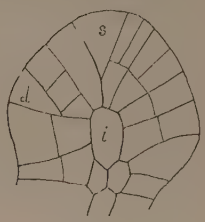


Fig. 36.

Zwei ältere Kapselanlagen in verschiedener Richtung der Länge nach durchschnitten. 35 ist nur um weniges jünger als Stadium 36. Bezeichnung der Zellen wie oben. 345mal vergrössert.

stets nur auf der einen Seite im Längenschnitt der Symmetrieebene vor (cf. Fig. 34, 35 und 36). Zur Orientirung, wie die einzelnen Schnitte geführt sind, vergleiche man das Schema Fig. 38, welches eine Projection einer jugendlichen Kapsel mit Indusiumanlage wiedergibt; mit *S* ist die Projection der Scheitelzelle bezeichnet, die bald nach rechts, bald nach links ein Segment bildet von der Gestalt einer halben Scheibe, welche frühzeitig durch eine radiale Zellwand halbirt wird. Im Centrum *C* ist die Projection der Centralzelle *i* quadratisch dargestellt. Schnitte, welche die Kapselanlage in ihrer einzigen Symmetrieebene treffen, müssen einmal die Centralzelle *i* und die Scheitelzelle *S* treffen, und ferner die Indusiumanlage halbieren; die Umrisslinie solcher Längenschnitte wird daher assymmetrisch erscheinen. Dies gilt für Fig. 34 und Fig. 35; ihre Schnittrichtung entspricht dem Pfeil I in Fig. 38. Einen ähnlichen Schnitt durch eine ältere Kapselanlage stellt Fig. 37 dar, aber er ist nicht mit der Symmetrieebene zusammengefallen, wie schon aus der eben noch angeschnittenen Scheitelzelle *s* ersichtlich ist, doch scheint die Centralzelle noch getroffen zu sein. Demnach bildet die Schnittfläche von 37 einen spitzen Winkel mit der Symmetrieebene, welche von ihr im Centrum geschnitten wird (Pfeil II). In Schnitt 36 ist die Centralzelle *i*, die Scheitelzelle *s* und das Indusium getroffen; aber die scheinbar nicht assymmetrische Umrisslinie beweist, dass die Indusiumanlage eben noch angeschnitten ist (Pfeil III). Die Schnittfläche schneidet demnach die Symmetrie-

ebene unter einem grossen spitzen Winkel, wobei die Schnittlinie senkrecht im Centrum der Aequatorialebene steht. Die Herstellung brauchbarer Mikrotomschnitte ist hier mehr als anderswo dem Zufall überlassen; die Kleinheit der Objecte gestattet selbst bei sorgfältigster Paraffineinbettung keine genaue Fixirung.

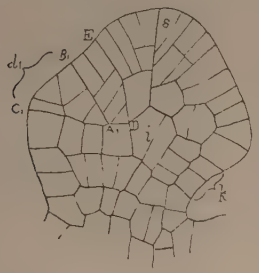


Fig. 37.
Längenschnitt einer alten Kapselanlage von S. n. Zelle A_1B_1C entspricht d_1 in Fig. 34 und Zelle A_1DEB entspricht einem Theil von g. 345mal vergrössert.

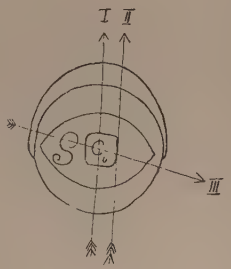


Fig. 38.
Schema für die Schnittrichtung.

Was schliesslich das Auftreten der Zellwand AB und der Zelle d (cf. Fig. 33) anlangt, in der sich das erste Anzeichen der Indusiumanlage kundgibt, so kann sie entweder in Zelle e auftreten, wie dies für Fig. 35, Fig. 37 (wo $A_1 B_1 = A B$) und jedenfalls auch für Fig. 36 gilt; oder es kann diese erste Zellwand $A B$ des Indusiums in Zelle $h + k$ und dann höchst wahrscheinlich auf der anderen Seite der bilateral symmetrischen Sporophyllanlage auftreten, und die hierdurch neu geschaffene Zelle habe ich zum Unterschied von d mit d_1 bezeichnet; dies gilt für Fig. 34 a u. b.; es scheint mir nicht unmöglich, dass in dieser verschiedenartigen Anlage des Indusiums auch eine Verschiedenheit in der Entwickelung zwischen Makro- und Mikrosporangienkapsel liegt. Ist die Indusiumanlage völlig um die ursprüngliche Blattzipfelanlage herumgewachsen, so nimmt sie erst die Gestalt eines Napfes, später die eines Kruges an, um schliesslich als ein hohlkugelförmiges Indusium über dem Receptakel zusammen zu wachsen; letzteres ist in der Scheitelzelle S bereits angelegt.

Die scheinbare sympodiale Verzweigung des kapseltragenden Pseudopodiums rührt daher, dass alle Kapseln wie die Blattzipfel akropetal entstehen und ebenso wie diese nach oben zu wachsen; durch die bedeutende Dicke, die jede Kapsel erreicht, wird eine von der anderen zur Seite geschoben, so dass die ursprünglich zweizeilige

Anordnung an älteren (reifen) Sporophyllen nicht mehr sichtbar ist; es hat eine Verdrehung der ursprünglichen Spreite stattgefunden, die mit dem sehr kurzen Kapselstielchen ein wickelförmiges Sympodium darzustellen scheint.

Fertile Mittelform.

Mettenius fand (I p. 53) bei Salvinia natans Blattzipfel, die an der Spitze bis zu drei Fruchtkapseln trugen; diese Erscheinung findet eine sehr einfache Erklärung. Ausnahmsweise ist hier ziemlich hoch oben und erst sehr spät eine Verzweigung des Blattzipfels eingetreten, wobei die einzelnen Aeste zu Fruchtkapseln metamorphosirt wurden. Kapseln, die gar keine Sporangien enthalten (sterile Sporophylle) oder nur verkümmerte, finden sich bei Salvinia sehr häufig; sie sind stets durch ihre glasige durchscheinende Beschaffenheit vor sporangientragenden Kapseln ausgezeichnet.

Azolla.

Aehnlich wie bei Salvinia ist auch hier die Sporangienkapsel ein modificirter Blatttheil und zwar ein modificirter Blattlappen, der ebenfalls dem Receptakel allein äquivalent ist, während das Indusium eine Neubildung darstellt. Strasburger hat zwar schon längst diese Ansicht in seiner Arbeit über Azolla geäussert, aber den nothwendigen entwickelungsgeschichtlichen Beweis lieferte erst im vorigen Jahre Campbell, bei dem es (I p. 158) heisst:

„The leaf-lobe wich is to develop into the sporocarps is distinguishable at an extremely early period. Its first divisions are like those in the sterile lobes, and like them it is divided into two very nearly equal parts. Each half now developes at once into a sporocarp. As soon as the first median wall is formed, each of the resulting cells becomes the initial cell of the future sporocarp. In it walls are formed that cut off three segments from its base, and these are followed by others following the same order, so that for some time each sporocarp-rudiment grows by a three-sided apical cell (Fig. 8). Next a slight ontgrowth is observed near the base of the young sorus, wich forms a ring-shaped projection around it this is the beginning of the indusium or sporocarp-wall, and corresponds exactly to that of Salvinia“ (Strasburger p. 54).

Auf Fig. 9 (Tab. VII) möchte ich bei Campbell noch besonders aufmerksam machen; es ist dies ein in der Symmetrieebene geführter Schnitt, aus dem die bilateral symmetrische Gestalt der

Kapselanlage ersichtlich ist; erstere tritt hier noch bedeutend stärker hervor als Salvinia.

Als erster befasste sich Griffith mit der Entwickelung der Salviniaceenkapsel; er untersuchte Salvinia und Azolla, und erkannte richtig, dass die Kapsel in der Jugend die Gestalt eines Bechers hat („concave or cup-shaped form" p. 227) und sich erst später über dem Receptakel zusammenschliesst; seine Abbildungen sind zwar ziemlich gut, doch sind ihm die jugendlichsten Zustände der Kapsel entgangen. Diese entdeckte ein Jahr später, 1836, ohne Kenntniss der Griffith'schen Arbeit, Mettenius, bei dem es pag. 6 heisst: „Die jüngsten Receptakula (= Kapselanlagen), die ich untersuchte, stellten eine nach oben abgerundete, cylindrische oder mit etwas verschmälerter Basis dem gemeinschaftlichen Stiel ansitzende, parenchymatöse, nicht hohle Hervorragung dar". Doch sind die Abbildungen des Mettenius wenig gelungene Schemata. Als letzter bestätigte Strasburger die Untersuchungen von Mettenius für Salvinia (p. 54), ohne jedoch dem schon Bekannten etwas Neues beigefügt zu haben.

4. Marsiliaceae.

Die Umwandlung der Sporophylle, die hier ebenfalls „Fruchtkapseln" genannt werden, besteht in einer sehr starken Verkürzung in der Richtung der Längsaxe des Blattes, ferner in einer bedeutenden Verdickung der fertilen Blattanlage. Dies gilt für Pilularia; bei dem Sporophyll von Marsilia, das in der Spreitenumwandlung die höchste Stufe einnimmt, findet ausserdem noch die Unterdrückung der Spreitengliederung statt, die selbst entwickelungsgeschichtlich nicht mehr nachgewiesen werden kann als ursprünglich vorhanden, was bei schwächer metamorphosirten Sporophyllen oft noch gelingt (Cryptogramme crispa). Eine genaue Angabe der Sporophylldifferenzen kann ich mir hier ebenso wie bei den Salviniaceen ersparen, da sie ohne viele Worte sich nicht abmachen liesse; über morphologische Details vergleiche man Lürssen und Meunier. Von der Entwickelungsgeschichte können hier nur die allerfrühesten Stadien in Betracht gezogen werden, im Uebrigen verweise ich hier auf die Arbeiten von Goebel (III p. 771), Meunier und Campbell (II) für Pilularia, und auf Büsgen für Marsilia.

Pilularia globulifera L.

Die scheinbar ein axilläres Gebilde darstellende Fruchtkapsel ist ebenso wie bei Marsilia ein modificirter Blatttheil. Diese bereits

von Alexander Braun (pag. 706) als möglich ausgesprochene Ansicht wurde zuerst von Goebel zur feststehenden Thatsache gemacht (III pag. 775). Später hat zwar Meunier (pag. 357) auf Grund des Strangsverlaufes den blattbürtigen Ursprung der Pilulariafrucht als zweifelhaft hingestellt, doch hat sich auf Grund meiner eigenen Untersuchung Meunier's Zweifel als unbegründet erwiesen. Fig. 39 stellt einen sehr glücklichen Mikrotomlängenschnitt einer jungen Blattanlage dar; auf der Innenseite dieser entspringt als Neubildung die Kapselanlage *K*. Das Wachsthum derselben wird ebenso wie bei der Blattanlage *B* durch eine dreiseitige Scheitelzelle vermittelt, somit hat sich die bereits von Goebel (III pag. 776) ausgesprochene Vermuthung als richtig bestätigt; aus einem etwas älteren Stadium sah ich, dass das Wachsthum der Kapselanlage ebenso wie

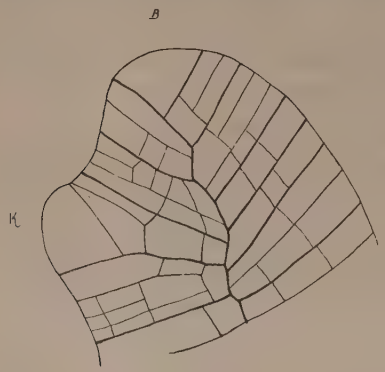


Fig. 39. Pilularia globulifera. Längenschnitt einer Blattanlage mit angelegter Kapsel *K*. 345mal vergrössert.

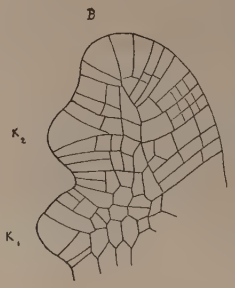


Fig. 40. Marsilia polycarpa. Längenschnitt einer Blattanlage mit zwei Kapselanlagen K_1 u. K_2, wovon letztere die jüngste ist. 230mal vergrössert.

bei dem sterilen Blatttheil durch convergirende, abwechselnd aufeinander ansetzende Zellwände zu Stande kommt. Es herrscht also zwischen der Entwickelung der Kapsel und der des sterilen Blatttheiles in frühester Jugend kein Unterschied. Die Entwickelung des Blattes von P. globulifera schildert auch Bower (II p. 574 Tab. 37, Fig. 1—3), ohne jedoch die Entwickelung der Kapsel berücksichtigt zu haben.

Von anderen Pilularia-Arten liegt bis jetzt bloss für P. americana A. Br. eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der ersten Fruchtanlage vor; diese stimmt jedoch in allen wesentlichen Punkten mit

der von P. globulifera überein. Bei Campbell, dem wir diese Untersuchung verdanken, heisst es II pag. 142: „In the fertile leaves, however, before this curvature has become very pronounced, a protuberance may be noticed upon its inner face, not far above the base. This originates from the growth of a single cell (x), wich acts as an apical cell in the same way as that of the apex of the body of the leaf. This protuberance is the young sporocarp which at this stage is clearly seen to be simply a segment or branch of the fertile leaf.

„The young sporocarp eularges rapidly after its formation and assumes the form of a blunt cone."

Marsilia polycarpa Hook. et Grev.

Das in Alkohol conservirte Untersuchungsmaterial dieser seltenen Pflanze verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. Goebel, der diese Art in Britisch Guiana sammelte. Es verhält sich, was die Entwickelung der Früchte und des Blattes anlangt, diese Art ganz ähnlich wie Pilularia; die Früchte die bei M. polycarpa zu 20 und mehr hinter einander am Blattstiel stehen, sind ebenfalls Neubildungen an der Blattanlage. An dieser entstehen sie ebenfalls an der dem Stammvegetationspunkt zugekehrten Innenseite, und zwar in akropetaler Reihenfolge. K_1 ist in Fig. 40 älter als K_2; auch hier wächst in frühester Jugend jeder Sporophyllhöcker ebenso wie der Blatthöcker B, der zur gefiederten Spreite wird, mit tetraëdrischer Scheitelzelle und bildet in gleicher Weise abwechselnd Segmente. Somit ist jede Fruchtkapsel äquivalent der ganzen vier Fiedern tragenden sterilen Spreite. Genau ebenso verhalten sich die Jugendzustände von Blattspreite und Sporophyll bei Marsilia macra und hirsuta (cf. Büsgen pag. 171). Gegen die ältere Auffassung, dass sich die Fruchtkapsel von Marsilia aus zwei umgewandelten Fiederchen zusammensetze (Endlicher, Genera pl. pag. 68) oder auch nur aus einem solchen bestehe (Al. Braun pag. 706), spricht auch die Entwickelung der Blattfiedern, die von vornherein ein Randzellenwachsthum besitzen, wenn auch für die letztere Ansicht die von Büsgen entdeckten mehr oder weniger in Kapseln umgewandelten Fiederchen der M. hirsuta zu sprechen scheinen (pag. 175).

Sterile Mittelform.

Als eine solche darf eine bei M. Drummondi von Al. Braun gemachte Beobachtung einer blattartigen Fruchtausbildung angesehen werden; es befand sich an dem betr. Exemplar ein Fruchtstiel, der

an Stelle der Frucht eine schmal lanzettförmige, von einem einfachen Nerv durchzogene Spreite trug (pag. 707).

Allgemeiner Theil.

Die Untersuchungsresultate des speciellen Theiles lassen sich folgendermassen kurz zusammenfassen. Der I. Abschnitt des speciellen Theiles handelt von dem „Sporangienschutzapparat".

Der Entstehungsort der Sporangien gab die Einteilung.

I. Sind die Sporangien flächenständig, auf der Blattunterseite sitzend, so besteht der für die Sporangien geschaffene Schutzapparat
   1. aus Haaren allein. Diese können entweder auf den Sporangien selbst oder zwischen diesen sitzen. Im letzteren Falle ist der fertile Blattheil, event. das Receptakel, allein haaretragend oder trägt diese in besonderer Modification, falls das sterile Blatt unterseits ebenfalls behaart ist. Der Schutz der Sporangien durch Haare beruht stets in einer Ueberdachung durch diese. Die Ueberdachung kommt auf die verschiedenartigste Weise zu Stande; so z. B. durch Anschwellung oder Verzweigung der Haare im oberen Theil, durch Schirmhaare u. s. w.; hieher gehören sehr viele Polypodiaceen;
   2. Gruben. Diese treten nur in Verbindung mit Haaren auf (excl. die Marsiliaceen, siehe unten). Jedes Receptakel findet sich in eine Grube versenkt. Ausserdem aber werden die Sporangien auf ähnliche Weise wie im vorigen Falle von Haaren überdacht, die hier stets zwischen den Sporangien sitzen und gleichzeitig einen Verschluss der Grube herbeiführen. Wenigstens gilt dies, so lange als die Sporangien in Entwickelung begriffen sind. Hieher gehören sehr viele Polypodiaceen und Vittaria. Im ersten und zweiten Falle werden mit dem Heranreifen der Sporen die Haare allmählich unnöthig; sie werden entweder von den Sporangien ganz oder nur z. Thl. abgestossen, oder sie vertrocknen und bleiben zwischen letzteren sitzen;
   3. Indusien. Hier wurden nur einige Ergänzungen zu dem schon Bekannten erbracht. Durch Indusien findet ebenfalls eine Ueberdachung der Sporangien statt, die aber viel vollkommener ist als die durch Haare. Die Function der Indusien wird häufig noch durch die Einrollung des Sporophylls unterstützt, so bei

Onoclea etc. Häufig werden mit der Sporenreihe die Indusien zurückgeschlagen oder sie vertrocknen.

II. Schutzapparat der randständigen Sporangien.
Dieser kommt zu Stande:

1. durch Einrollung des Blattes, so bei Aneimia, Osmunda, bei der die Sporangien auch auf der Ober- und Unterseite der Sporophyllläppchen sitzen. Bei O. regalis wird der Schutz noch verstärkt durch späte Entfaltung der fertilen Segmente und durch dichte Filzbedeckung;
2. durch Indusien. Hieher gehört das taschenförmige Indusium Lygodium, das als Ringwall um die randständige Sporangienanlage angelegt wird; ferner das falsche und echte Indusium von Pteris aquilina; ferner das becherförmige Indusium von Davallia und schliesslich das napf-, oder becher-, oder krugförmige, oder zweiklappige Indusium der Cyatheaceen und Hymonophyllaceen. Bei Davallia und den letztgenannten nimmt das Receptakel stets auf dem ursprünglichen Blattrande seine Entstehung, während die Indusien als Neubildungen um das Receptakel entstehen; letzteres erleidet sehr häufig eine nachträgliche Verschiebung auf die Blattfläche (so bei Davallia aurita u. a.). Mit zu den besten Schutzapparaten gehört das zweiklappige Indusium von Balantium antarcticum, das das Receptakel vollständig und allseitig einschliesst. Die beiden Klappen öffnen sich mit der Sporenreihe.

III. Besondere Fälle des Sporangienschutzes finden sich bei

1. den Ophioglosseen. Der Schutz besteht in der unterirdischen Entwickelung der Sporangien, in der Blatteinschachtelung und in der Umfassung des Sporophylls durch den sterilen Blatttheil;
2. bei den Lycopodiaceen kommt der Sporangienschutz zu Stande durch die aufrechte Stellung der Sporophylle, die mit einander alterniren, so dass in den meisten Fällen eine dachziegelförmige Schutzdecke für die Sporangien geschaffen wird; bei L. annotinum wird dieser Schutz noch durch den trockenhäutigen Sporophyllrand verstärkt, der einem falschen Indusium identisch ist;
3. bei den Equisetaceen wird der Sporangienschutz erzielt durch die unterirdische Entwickelung der Sporangien, durch das Sitzen der Sporangien auf der Innenseite der Sporophylle, durch die alternirende Stellung der mosaikartig zusammengefügten Sporophyllschilder, die ausserdem an ihren seitlichen Berührungsflächen

mit den Nachbarschildern mit einander verzapft sind und schliesslich durch die beim fertilen Spross besonders kräftig entwickelten, etwas modificirten Blattscheiden, welche allseitig die ganze Sporophyllähre umhüllen;

4. bei den Salviniaceen wird das Receptakel, ähnlich wie bei manchen Cyatheaceen, von einem über den Sporangien sich hohlkugelförmig schliessenden Indusium geschützt;
5. bei den Marsiliaceen wird der Schutz, abgesehen von der starken Behaarung der jugendlichen Sporophylle, hergestellt durch Gruben, in denen die Sporangien entstehen, und die sich später über diesen zusammenschliessen.

Der II. Abschnitt des speciellen Theiles beschäftigt sich mit der eigentlichen

Sporophyllmetamorphose.

Die hier in Betracht kommenden Sporophylle sind von den zugehörigen Laubblättern wesentlich verschieden, abgesehen von Sporangien selbst und abgesehen von dem event. zu diesen sich noch gesellenden Schutzapparaten.

Die Umwandlung der Sporophylle

gelangt stets in der eigenartigen Beschaffenheit der Blattspreite zum Ausdruck. Dazu kommt häufig noch die Verlängerung oder Ausbildung eines Stieles und eine vom Laubblatt verschiedene Richtung des Sporophylls.

1. Umwandlung der Sporophyllspreite.

Hier kommt einmal die morphologische und zweitens die anatomische Differenz der fertilen Spreite in Betracht.

a) Die morphologische Umwandlung der Spreite besteht in Verkürzung event. Verschmälerung; zweitens in Theilung und drittens in reducirter Theilung. Daneben können verschiedene Combinationen von zwei oder auch drei der genannten Factoren vorkommen.

α) Verkürzung event. Verschmälerung. Verkürzung allein tritt nur selten auf; so bei Acrostichum simplex, A. Aubertii und A. recognitum, alle drei mit sehr wenig veränderter Nervatur.

Verschmälerung allein findet sich häufiger; mitunter wird bei der Verschmälerung das fertile Blatt bedeutend länger als das Laubblatt; so z. B. Llavea cordifolia und Salpinchlaena scandens. Setzt man die Breite des fertilen Blattes = 1, so verhält sich die Breite des fertilen Blattes ev. Blattabschnittes zu derjenigen des sterilen Blattes (ev. Blattabschnittes)

wie $^1/_2$ bei Acrostichum latifolium, Pteris heterophylla, Blechnum Spicant und Acrostichum simplex;

wie $^1/_3$ bei Dryostachyum splendens und Acrostichum recognitum;

wie $^1/_3$ bis $^1/_4$ bei Acrostichum araneosum und Drymoglossum piloselloides;

wie $^1/_3$ bis $^1/_5$ bei Llavea cordifolia.

Bei den bisher genannten Arten ist die Umwandlung der Nervatur eine nur geringe; sehr stark dagegen ist sie bei den vier folgenden Arten reducirt. Die Breitendifferenz ist $^1/_3$ bei Lomagramma pteroides; $^1/_4$ bei Polypodium ciliatum; $^1/_9$—$^1/_{13}$ bei Salpinchlaena scandens und $^1/_{17}$ bei Gymnopteris decurrens.

Verschmälerung und Verkürzung findet sich bei Acrostichum Yapurense, Lindsaya dimorpha, Pteris cretica und Acrostichum praestantissimum; bei diesen mit wenig reducirter Nervatur; schliesslich bei Lomaria vestita mit sehr stark reducirter Nervatur.

β) Theilung der Sporophyllspreite. Einfache Theilung im Vergleich zu dem ganzen oder weniger stark getheilten Laubblatt findet sich bei Trochopteris elegans, Davallia heterophylla, Pterispedata, Lygodium volubile, Asplenium dimorphum, Schizaea digitata, Acrostichum osmundaceum, Thyrsopteris elegans; eine mehrfache Theilung des Sporophylls im Vergleich zum Laubblatt findet sich bei Botrychium lunaria, Aneimia Phyllidis, Lygodium palmatum. Bei den meisten der bisher genannten Arten besteht die Umwandlung der Nervatur darin, dass die dichotomen Nerven ev. Seitennerven in fiederige verwandelt werden. Eine strenge Scheidung der einfachen Blatttheilung und ihrer Combinationen kann nicht durchgeführt werden.

Theilung und Verschmälerung findet sich bei Woodwardia areolata, deren Sporophyllnervatur eine sehr starke Reduction erfahren hat.

Theilung und Verkürzung findet sich bei Lygodium articulatum, Osmunda cinnamomea und O. interrupta. Die Nervaturumwandlung ist bei den drei letztgenannten ganz ähnlich wie bei erstgenannter Gruppe.

Theilung in Verbindung mit Verschmälerung und Verkürzung findet sich bei Ophioglossum vulgatum, Stenosemia

aurita, Onoclea sensibilis und Trichomanes spicatum. Bei den eben genannten findet eine starke Reduction der Nervatur statt. Auffälliger als bei eben genannten tritt die Sporophylltheilung hervor bei Olfersia Cervina, Osmunda regalis und O. javanica. Doch sind deren Nervaturveränderungen nicht erheblich.

γ) Reducirte Theilung tritt verhältnissmässig selten auf; sie findet sich bei Cryptogramme crispa und Onychium auratum mit wenig veränderter Nervatur bei beiden; bei Acrostichum quercifolium und Trichomanes elegans mit sehr stark reducirter Nervatur und schliesslich bei Acrostichum flabellatum, Gymnopteris aliena, Onoclea Struthiopteris und Acrostichum peltatum, bei welcher Art die Reduction der Blatttheilung ihren Höhepunkt erreicht. Eine besondere Behandlung im speciellen Theilen erfuhren a) die Lycopodiaceen, bei denen die Sporophylle häufig bedeutend grösser sind als die Laubblätter, abgesehen von der eigenartigen Umbildung der Sporophyllbasis mancher Arten, b) die Equisitaceen infolge ihrer schildförmigen Sporophyllausbildung, c) die Salviniaceen, bei denen der Blattzipfel (Salvinia) oder Blattlappen (Azolla) in das Receptakel (excl. das Indusium) sich umwandelt, d) die Marsiliaceen, deren ungetheilte oder gefiederte Blattspreite zur sog. „Frucht“ metamorphosirt wird.

b) Anatomische Umwandlung der Spreite. Die anatomische Beschaffenheit der fertilen Spreite fand im speciellen Theil sehr wenig Berücksichtigung, um vielfacher unnöthiger Wiederholung vorzubeugen; hier kommt einmal das Mesophyll und zweitens die Epidermis mit den Spaltöffnungen in Betracht.

α) Das Mesophyll. Nur bei schwach metamorphosirten Sporophyllen, wie denen von Llavea, Cryptogramme, Pteris und vielen anderen findet sich ebenso wie beim sterilen Blatt assimilirendes Schwammparenchym vor in der gleichen Ausbildung; mit fortschreitender Metamorphose jedoch verliert das Mesophyll immer mehr den Charakter des Schwammparenchyms, indem die Intercellularen an Grösse abnehmen, so bei Acrostichum quercifolium; noch mehr tritt dies bei Onoclea Struthiopteris und Lycopodium annotium hervor, bei denen auch die Zahl und Grösse der Chlorophyllkörner vermindert wird. Stark metamorphosirte Sporophylle besitzen nur ein aus parenchymatischen Zellen bestehendes Mesophyll,

das nur kleine spärliche Chlorophyllkörner einschliesst. Dies gilt für Osmunda, Stenosemia, Gymnopteris, für Ophioglossum, Botrychium, für viele Aneimiaceen; ähnlich bei Equisetum. Der Sporangienträger enthält nur in der Jugend auf seiner Aussenseite wenig Chlorophyll.

β) Die Epidermis. Was zunächst die Umwandlung der Epidermiszellen selbst anlangt, so besteht diese in der Regel in einer Streckung der Epidermiszellwände und häufig noch in einer Dehnung der Epidermiszellen in die Länge. Fast bei sämmtlichen Laubblättern finden sich mehr oder weniger stark gewundene Epidermiszellwände vor. Sehr gering sind die Epidermisunterschiede bei Lygodium articulatum, Cryptogramme crispa, Llavea cordifolia, bei denen das Sporophyll nur durch unmerklich schwächer gebogene Membranen ausgezeichnet ist. Nicht viel bedeutender sind diese Unterschiede bei Ophioglossum vulgatum, Equisetum Telmateja, Acrostichum peltatum, Polypodium ciliatum und Selaginella spinulosa. Dagegen sind bei Onoclea Struthiopteris, Acrostichum quercifolium, Lomaria vestita, Salpinchlaena scandens die Epidermisunterschiede schon grösser. Das Sporophyll besitzt hier polygonale oder etwas gestreckte Zellen mit geraden Wänden, während das sterile Blatt sehr stark hin und her gebogene Epidermiszellwände besitzt. Die grössten Epidermisunterschiede finden sich bei denjenigen Sporophyllen, die kein Schwammparenchym führen; hierher gehören die schon oben genannten Gattungen Stenosemia, Osmunda etc., bei denen die Epidermiszellen des Sporophylls meist noch sehr stark in die Länge gedehnt sind (Botrychium, Aneimia Phyllitidis).

Die Anzahl der Spaltöffnungen ist verhältnissmässig beim Sporophyll stets eine geringere als beim Laubblatt, ohne dass jedoch mit fortschreitender Umwandlung die Zahl der Spalten stetig verringert würde. Das Sporophyll ist entweder auf beiden Seiten in gleicher Weise wie das Laubblatt mit Spalten besetzt, so bei Osmunda regalis, Lygodium palmatum, Botrychium Lunaria, Ophioglossum vulgatum, oder es trägt ebenso wie das Laubblatt nur unten Spalten, so bei Polypodium ciliatum, Llavea cordifolia, Cryptogramme crispa, Aneimia Phyllitidis, Equisetum Telmateja, oder es besitzt schliesslich das Sporophyll gar keine Spalten, während das Laubblatt nur unterseits solche trägt, so bei Lomaria vestita, Salpinchlaena

scandens, Stenosemia aurita, Onoclea Struthiopteris, Acrostichum quercifolium.

Eine Ausnahme macht das Sporophyll von Acrostichum peltatum, welches nur oben, das Blatt aber nur unten Spalten trägt.

2. Der Sporophyllstiel.

Die Ausbildung eines Sporophyllstieles oder die Verlängerung des Stieles an der fertilen Spreite findet sich zwar als häufige Erscheinung bei vielen Sporophyllen vor, steht aber in keinem Zusammenhang mit dem jeweiligen Grad der Metamorphose. Bei Osmunda regalis z. B. ist der Stiel der fertilen Blätter nicht länger als der der sterilen, was aber bei manchen tiefer stehenden Sporophyllen zutrifft und bei den meisten Marsiliaarten ist das Sporophyll sehr kurz gestielt im Vergleich zur sterilen Spreite. Der Sporophyllstiel wird zweimal so lang als der Blattstiel bei Acrostichum latifolium, Drymoglossum piloselloides, Onoclea Struthiopteris, Blechnum Spicant, Davallia heterophylla, Lygodium articulatum (Gabeläste 1. Ordnung), $2^1/_2$mal bei Acrostichum Aubertii, dreimal bei Acrostichum recognitum ($1^1/_2$—3mal), A. araneosum, Lygodium palmatum (Stiel des Secundärsegmentes), Trichomanes elegans, 2—4mal bei Acrostichum quercifolium, fünfmal bei Lygodium articulatum (Gabeläste 2. Ordnung), 7—11mal bei Lindsaya dimorpha, 16mal bei Gymnopteris decurrens. Bei den Equisetaceen ist das Sporophyll gestielt, während das Blatt sitzend ist. Ein gleiches gilt für die sterilen und fertilen Segmente vieler Aneimiaceen. Aehnliche Verhältnisse finden sich auch zwischen den fertilen und sterilen Blattabschnitten der Ophioglosseen vor.

3. Die Richtung des Sporophylls.

Diese ist bei vielen heterophyllen Farnen wesentlich von der des Laubblattes verschieden; sie ist in den meisten Fällen eine mehr oder weniger verticale gegenüber den schief stehenden Laubblättern. Eine Neigung zur Verticalstellung zeigen die Sporophylle von Cryptogramme crispa und Osmunda regalis (die fertilen Primär- und Secundärsegmente). Deutlich tritt diese Verticalstellung schon hervor bei Blechnum Spicant, Lindsaya dimorpha und allen Ophioglosseen; am schönsten bei Onoclea Struthiopteris und vielen Aneimiaceen wie A. Phyllitidis und densa. Auch bei vielen Lycopodiaceen sind die Sporophylle bestrebt eine Verticalstellung einzunehmen. Horizontal stehen die Sporophylle bei Equisetum und die fertile Spreite von Acrostichum peltatum. Die Verticalstellung der Sporophylle steht (abgesehen von den Lycopodiaceen) wohl im engsten Zusammenhang mit der Sporenaussaat. Dass

alle Sporophylle umgewandelte Laubblätter sind, dies zu beweisen, war der Zweck dieser Arbeit. Den Beweis lieferte einmal die Entwickelungsgeschichte der Blätter und Sporophylle und zweitens die Mittelformen, Rückschlagsbildungen und völlig fertilen Blätter.

a) Die Entwickelungsgeschichte hat bewiesen, dass einmal Blatt- und Sporophyllanlagen identische Gebilde sind. Die Entwickelung der Sporophylle hält mit derjenigen der Laubblätter stets bis zu einem gewissen Stadium gleichen Schritt. Sporophyll- und Laubblattanlagen sind bis dahin morphologisch nicht von einander verschieden; und weiter hat die Entwickelungsgeschichte gezeigt, dass die Sporophylle jünger sind als die Laubblätter, dass sie erst durch Umbildung aus einer Laubblattanlage entstanden sind. Proportional dem jeweiligen Grade der Sporophyllumwandlung beginnt der Umwandlungsprocess bald später, bald früher mit der zu einem Sporophyll bestimmten Laubblattanlage vor sich zu gehen; sehr spät beginnt er bei Cryptogramme crispa, etwas früher bei Osmunda regalis, Lycopodium annotinum, noch früher bei Acrostichum quercifolium und den Ophioglosseen; bei stark metamorphosirten Sporophyllen beginnt die Umwandlung bereits zu einer Zeit, da beide Blattanlagen erst aus verhältnissmässig wenigen Zellen sich aufbauen, so bei den Equisetaceen, Salviniaceen uud Marsiliaceen; je höher also der Grad der Metamorphose, um so weiter muss man in der Entwickelungsgeschichte zurückgehen, um eine Uebereinstimmung in der Gestalt zwischen Sporophyll und Laubblatt beobachten zu können. Der Umwandlungsprocess beruht auf einer Hemmung der ursprünglichen Blattanlage; dabei wird die von dem betreffenden Blatt erzeugte vegetative Substanz zum Aufbau der sich entwickelnden Sporangien verwendet. Das Erscheinen dieser auf der Blattanlage ruft jedoch keineswegs die Umwandlung hervor, diese ist nicht von den Sporangienanlagen direct abhängig; dass die Umwandlung stets früher eintritt als die Sporangien angelegt werden, bezeugt die Entwickelungsgeschichte und die sterilen Mittelformen. Somit ist die Ursache der Sporophyllmetamorphose eine uns unbekannte, wenn auch ohne weiteres einzusehen ist, dass die Umwandlung von inneren Kräften ausgeht, die in stofflicher Zusammensetzung zu suchen sind, und die mit der Erzeugung von Sporangien betraut sein müssen.

b) Die Mittelformen, Rückschlagsbildungen und völlig fertilen Blätter erbrachten nächst der Entwickelungsgeschichte den Beweis, dass die Sporophyll- und Laubblattanlagen gleichwerthige Gebilde sind und dass durch Umbildung von Laubblattanlagen die Sporophylle entstanden sind.

α) Die Mittelformen sind entstanden entweder durch theilweise Umbildung eigentlicher Laubblattanlagen, oder durch ungenügende Umbildung von eigentlichen Sporophyllanlagen. Auf diese Weise kommen z. B. zu Stande die bei Aneimia genannten sterilen Mittelformen, die die Stelle der hintersten Fiederblätter einnehmen, die Mittelformen in der Sporophyllähre von Equisetum, die sterile Mittelform der Marsilia Drummondi etc. und auf jene Weise kommen zu Stande die Mittelformen am sterilen Blatttheil von Botrychium Lunaria, der fertil gewordene Equisetenannulus u. s. w. Da also eine Mittelform bald auf diese bald auf jene Art zu Stande kommen kann, so muss die Sporophyllanlage der Blattanlage gleichwerthig sein; dass ferner die Laubblätter umgebildet werden können zu Sporophyllen, beweisen vorzüglich solche Mittelformen, die bei ein und derselben Art zahlreich auftreten, so dass durch die verschiedenen, stufenweise aufeinanderfolgenden Ausbildungen das normal sterile Blatt mit dem normal fertilen verbunden wird. Mit zunehmender Ausbildung der Sporangien muss die vegetative Seite der Mittelform immer mehr in den Hintergrund treten, und die Annäherung an die Gestalt des normalen Sporophylls wird immer grösser; und je unvollkommener die Sporangien entwickelt sind, um so mehr kann sich das betr. Blättchen vegetativ ausbilden und um so mehr wird die Gestalt des normal sterilen Blattes erreicht.

Sterile Mittelformen

finden sich bei: Trochopteris elegans, Lygodium lucens, Botrychium Lunaria, Aneimia Phyllitidis, A. pallida, A. mexicana, Osmunda regalis, O. Claytoniana, Cryptogramme crispa, Onychium auratum, Onoclea Struthiopteris, Lycopodium annotinum, ferner gehört der Equisetenannulus hieher, weiter bei E. Telmateja monstr. comosa, E. arvense, E. inundatum, E. limosum und bei Marsilia Drummondi.

Fertile Mittelformen

besitzen eine sehr weite Verbreitung und finden sich bei: Llavea cordifolia, Drymoglossum piloselloides, Blechnum

Spicant, Pteris heterophylla, Lindsaya dimorpha, Lomaria vestita, L. discolor, L. capensis var. procera, L. Regneliana, L. Gilliesii, Pteris pedata, Lygodium lucens, Asplenium dimorphum, Acrostichum osmundaceum, Botrychium lunaria und wohl allen Botrychien, Aneimia adiantifolia, A. imbricata, A. Millefolium, Lygodium palmatum, L. articulatum, Trichomanes spicatum, Olfersia Cervina, Osmunda regalis, O. regalis var. interrupta, O. javanica, O. cinnamomea, Cryptogramme crispa, Onychium auratum, Acrostichum quercifolium, Onoclea Struthiopteris, Acrostichum peltatum, Selaginella spinulosa, Lycopodium annotinum, L. clavatum, Equisetum Telmateja var. serotinum forma prolifera, E. T. monstr. polystachyum, E. pratense, E. arvense var. campestre, E. inundatum, E. limosum und schliesslich bei Salvinia natans.

β) Rückschlagsbildungen und völlig fertile Blätter. Erstere tragen den Charakter normal steriler Blätter und letztere den normal fertiler. Diese sind dadurch entstanden, dass die ursprünglich zu einem Laubblatt bestimmte Anlage völlig metamorphosirt wurde, und jene dadurch, dass die Umwandlung der Sporophyllanlage vollständig unterblieb. Da also einerseits ein normales Laubblatt bald aus einer Laubblatt-, bald aus einer Sporophyllanlage hervorgehen kann, und da andererseits ein normales Sporophyll bald aus einer Sporophyll- bald aus einer Laubblattanlage entstehen kann, so müssen beide Blattanlagen gleichwerthig sein.

Rückschlagsbildungen finden sich bei: Botrychium Lunaria, Lycopodium Chamaecyparissus forma frondescens, Equisetum pratense monstr. annulatum, E. arvense var. serotinum.

Völlig fertile Blätter finden sich bei Botrychium Lunaria, Osmunda regalis var. japonica und var. capensis; von Lygodium subalatum sind nach Prantl bis jetzt sterile Blätter noch nie gefunden worden (IIb pag. 14); auch die Subprimordial- und Primordialblätter sind hier stets fertil.

Die vorliegende Arbeit wurde von mir auf Vorschlag und unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Karl Goebel im pflanzenphysiologischen Institut zu München ausgeführt; es sei mir gestattet, diesem meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen; einmal für dessen vielfache Rathschläge, die mir bei meiner Arbeit zu Theil wurden, und weiter für dessen Liberalität, Dank deren ich eine Reihe von ihm in Ceylon, Java und Guiana gesammelter

Farne untersuchen konnte. Diese waren mir theils getrocknet, theils in Alkohol konservirt zur Benützung überlassen. Einen grossen Theil der untersuchten Farne entnahm ich dem botanischen Garten und dem ziemlich reichhaltigen Universitätsherbar zu München; einheimische Pflanzen konnten von mir selbst gesammelt werden.

Citirte Litteratur.

Bower, F. O., I. Is Eusporangiate or Leptosporangiate the more primitive type in the Ferus? (Annals of Botany Vol. V p. 130. London 1890—1891.)

— II. On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and gymnosperms (i. d. Philosophical transactions of the Royal Society of London. (Part II 1884).

— III. Studies in the morphologie of spore producing members. — Preliminary statement on the Lycopodinae and Ophioglossaceae (From the proceedings of the Royal Society 1891).

— IV. Studies in the morphology of spore-producing members. — Equisetineae and Lycopodineae. (Phil. transact. o. t. royal soc. of London 1894 Vol. 185.)

Braun, Alexander. Marsiliaceen. Monatsbericht der Berliner Academie 1870 pag. 707.

Bruchmann. Ueber Anlage u. Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium u. Isoëtes. (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften 1874.)

Burck, William. Over de ontwikkelings gschiedenis en den aard van het indusium der varens Haarlem 1874.

Büsgen, M. Untersuchungen über normale u. abnorme Marsilienfrüchte. Flora 1890.

Campbell, D. H., I. On the development of Azolla filiculoides (Annals of Botany Vol. VII Nr. XXVI June 1892).

— II. The development of the sporocarp of Pilularia Americana A. Br. (Bulletin of the Torrey botanical Club Vol. XX Nr. IV. April 1893.)

Goebel, K., I. Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Sporangien. (Botan. Zeitung 1880 Nr. 33.)

— II. Das gleiche. Bot. Zeitung 1881 pag. 699.

— III. Das gleiche. Ueber die „Frucht" von Pilularia. Bot. Zeit. 1882 Nr. 45.

— IV. Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris (in den Berichten der deutschen botan. Gesellschaft 1887 pag. LXIX).

— V. Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane (in Schenk's Handbuch der Botanik).

Griffith, W. On Azolla and Salvinia (Calcutta Journal of Natural History Vol. V 1845).

Hegelmaier I. Zur Kenntniss einiger Lycopodinen (Bot. Zeitung 1874 p. 516).

— II. Zur Morphologie der Gattung Lycopodium (Bot. Zeit. 1872.)

Holle, H. G. Ueber Bau und Entwickelung der Vegetationsorgane der Ophioglosseae. (Bot. Zeitung 1875 Nr. 16.)

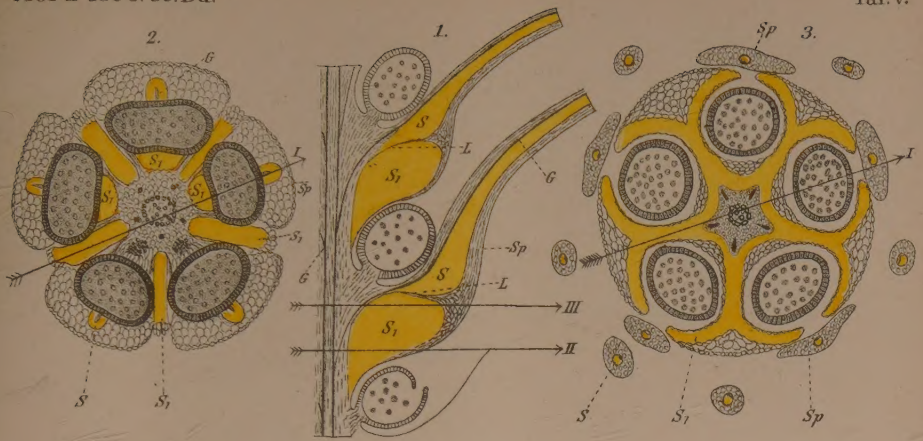
Hooker, Garden Ferns. London 1862.

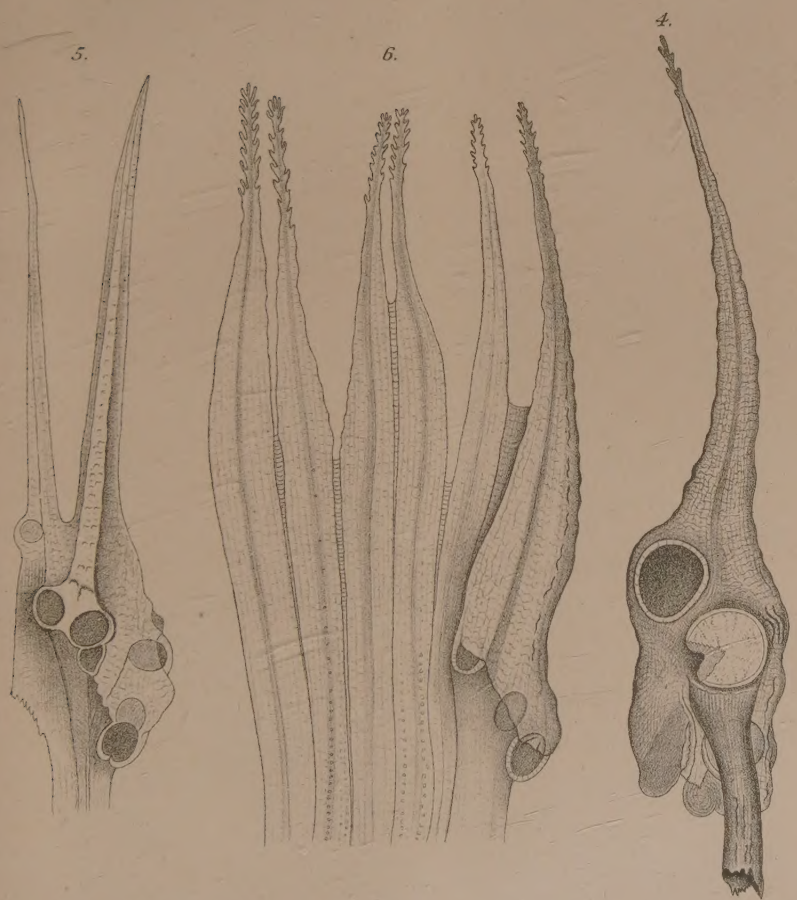
Lürssen, Ch. Die Farnpflanzen in Rabenhorst's Kryptogamenflora Deutschlands, Oesterreichs u. der Schweiz.

Martius, Ph. v. Flora Brasiliensis Fascikel XXIII.
Mettenius I. Beiträge zur Kenntniss der Rhizokarpeen. Frankfurt a. M. 1846.
Meunier, Alph. „La Pilulaire". Étude anatomico-génétique du sporocarp chez la Pilularia globulifera.
Milde, Julius. Die Gefässkryptogamen in Schlesien preussischen u. österreichischen Antheils. (Verhandlungen der k. Leopold. Karol. Akademie der Naturforscher Vol. XVI, pars II 1858.)
— II. Equisetenstudien. Botanische Zeitung 1865 pag. 380 ff.
— III. Die Fructification der Osmunden. Bot. Zeitung 1868 pag. 65.
— IV. Mongraphia Equisetorum (in den Verhandlungen der k. Leop. Karol. Ak. der Naturf. Vol. XXXII pars II. Dresden 1865.)
— V. Beiträge zur Kenntniss der Equiseten. (Ebenda Vol. XXIII 1852.)
Naegeli, v. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
Prantl, K., I. Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen u. den Ursprung der Phanerogamen (Verhandl. der phys. med. Gesellschaft zu Würzburg 1875).
— IIa. Untersuchungen zur Morpologie der Gefässkryptogamen. Heft I Hymenophyllaceen. Leipzig 1875.
— IIb. Das gleiche Heft II Schizaeaceae. Leipzig 1881.
— III. Vorläufige Mittheilungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne (Verhandlg. der phys.-med. Ges. zu Würzburg 1874 pag. 141).
Pringsheim, N. Zur Morphologie der Salvinia natans (Jahrbücher f. wiss. Bot. 1863).
Ridley & Fawcett. Additions to the Flora of Dorset. (Journal of Botany XI 1882.)
Roeper. Zur Systematik u. Naturgeschichte der Ophioglosseen. Bot. Zeit. 1859.
Sadebeck. Farne in Schenk's Handbuch der Botanik.
Strasburger, Ed. Ueber Azolla mit 7 Tafeln. Jena 1873.

Erklärung der Tafel V.

Fig. 1. Längenschnitt durch zwei Sporophylle von Lycopodium inundatum.
Fig. 2 u. 3. Zwei Querschnitte in verschiedener Höhe durch die Sporophyllähre von Lycopodium inundatum. Fig. 1—3 18mal vergrössert.
Fig. 4—6. Fertile Mittelformen von Equisetum Telmateja Ehrh. var. serotinum forma prolifera. 7,5mal vergrössert.
Fig. 4 u. 5. Zwei Blättchen aus dem 6. Sporophyllquirl; Innenseite.
Fig. 6. Blättchen aus dem 7. Sporophyllquirl von der spaltöffnungsführenden Innenseite gesehen.





H. Glück del.

W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S.